ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 80

4

АПРЕЛЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
1995

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год
Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), И. Ю. Сумерина (*отв. секретарь*), Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, М. Ф. Данилова, Т. В. Егорова, С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, Л. И. Орел, М. Г. Пименов, В. Н. Тихомиров, Б. А. Юрцев, Г. П. Яковлев

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. Yu. Sumerina (*Secretary*), Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky, M. F. Danilova, T. V. Egorova, S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, L. I. Oryol, M. G. Pimenov, V. N. Tikhomirov, B. A. Yurtsev, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Л. Н. Андреев (Москва), И. О. Байтулин (Алматы), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург), Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток), Ч. Джеффри (Лондон), Р. В. Камелин (С.-Петербург), З. В. Карамышева (С.-Петербург), А. И. Малышев (Новосибирск), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту), С. С. Харкевич (Владивосток)

EDITORIAL COUNCIL

L. N. Andrejev (Moscow), I. O. Baytulin (Almaty), L. Yu. Budantzev (St. Petersburg), E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok), Ch. Jeffrey (London), R. V. Kamelin (St. Petersburg), Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), S. S. Kharkevich (Vladivostok), L. I. Malyshev (Novosibirsk, G. Sh. Nakhutzrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Е. В. Траскевич*
Корректоры *М. В. Орлова, Ф. Я. Петрова* и *Г. И. Тимошенко*

Компьютерная верстка Г. М. Анискиной

ЛР № 020297 от 27.11.91 г. Сдано в набор 19.01.95. Подписано к печати 18.04.95.
Формат 70 x 100 1/16. Гарнитура таймс. Печать офсетная. Бумага офсетная. Усл. печ. л. 10.4.
Уч.изд. л. 12.1. Тираж 812 экз. Тип. зак. 475. С 1097.

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН. 199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1.
«Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН. 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

© Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
Ботанический журнал, 1995 г.

УДК 58«71»
© 1995

В. С. Чупов

КОМПЕНСИРУЮЩИЙ ВОЗВРАТ ПРИЗНАКОВ В ПРИМИТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ

V. S. CHUPOV. COMPENSATORY RESTITUTION OF CHARACTERS INTO PRIMITIVE STATE

Показано, что явление, которое может быть охарактеризовано как возврат отдельных признаков в процессе эволюции в предшествующее примитивное состояние, обнаруживается в таксонах, претерпевающих наиболее значительные эволюционные преобразования по большинству других признаков. Этот вывод позволяет высказать предположение о существовании некоторого неспецифического общего фактора, «расходование» которого на эволюционное развитие одних структур может быть компенсировано переходом других структур в более примитивное состояние.

Анализируя эволюционный процесс в некоторых группах однодольных, мы столкнулись с явлением, которое можно было бы охарактеризовать как компенсационный возврат признака в примитивное состояние в процессе эволюции. Суть его заключается в следующем. В таксонах, по основной массе признаков наиболее продвинутых в своих филумах, обнаруживаются отдельные признаки, находящиеся в таком примитивном состоянии, которое не встречается уже в филогенетически предшествующих этим таксонам группах.

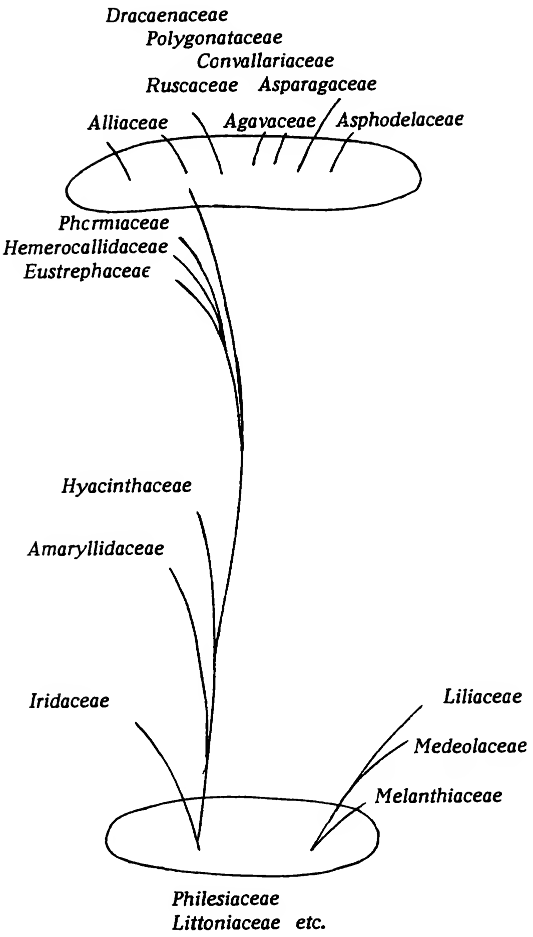
Это наводит на мысль о том, что эволюционный процесс в данных случаях срабатывает таким образом, что переводит отдельные, уже эволюционно продвинутые признаки вновь в примитивное состояние, для того чтобы переключить освобождающиеся при этом возможности организма на ускоренное развитие других, вероятно, более необходимых в настоящий момент органов и тканей.

Такой возврат признаков в примитивное состояние, когда параллельно и, видимо, за их счет может происходить эволюционное развитие других структур, будем называть компенсирующим возвратом. «Освобождающиеся возможности», т. е. некоторые ресурсы организма, обеспечивающие эволюционные преобразования, очевидно, носят неспецифический характер, поскольку могут обеспечивать эволюцию самых различных структур (см. далее); нами они определяются как общий фактор эволюции.

Возвраты в процессе эволюции признаков в примитивное состояние

Примеры компенсирующих возвратов

Рассмотрим последовательность таксонов, составляющих одну из филогенетических ветвей, обоснованных нами в предыдущих работах (Чупов, 1984; Чупов, Немирович-Данченко, 1988, и др.; см. рисунок). В основании этой последовательности лежат семейства мелантиоидной и премелантиоидной групп, несущие большой комплекс примитивных признаков, а завершается она представителями пор. *Asparagales* — наиболее продвинутого в данной ветви таксона. Проанализируем распределение некоторых признаков в пределах этого филума.



Филогенетические отношения в порядках *Asparagales* и *Liliales* (по: Чупов, 1984, 1990б).

Абаксиальное расположение пыльников на тычиночной нити в сем. *Ruscaceae*

Как было показано, абаксиальное расположение пыльников на тычиночной нити является первичным, более примитивным, а маргинальное и адаксиальное положения — более продвинутыми (Чупов, 1984, 1990а,б). В рассмотренных случаях абаксиальное расположение пыльников встречается в таксонах от *Philesiaceae* до *Iridaceae* включительно. Далее, в семействах *Amaryllidaceae, Hyacinthaceae* и т. д. абаксиальное расположение пыльников отсутствует и только в сем. *Ruscaceae* (роды *Ruscus, Semele, Danaë)* обнаруживается вновь. Обращает на себя внимание тот факт, что сем. *Ruscaceae* чрезвычайно специфично по своей морфологии, и предполагаемый нами возврат одного из признаков цветка на более примитивный уровень происходит здесь на фоне значительных эволюционных преобразований других частей растения. Относящиеся к этому семейству виды имеют редуцированные до прозрачных чешуек листья. Фотосинтетическую функцию у них выполняют преобразованные в листоподобные органы расширенные и уплощенные ветви — филлокладии, несущие на верхней или нижней стороне укороченные цветоносные побеги. Преобразованию подверглись и генеративные органы представителей этого семейства. Цветки их по сравнению с цветками родственных групп очень мелкие, нити тычинок полностью срастаются в трубку, что совершенно не характерно для других представителей пор. *Asparagales*. Жизненные формы представителей сем. *Ruscaceae* — древовидные лианы, кустарники и кустарнички — также мало характерны для пор. *Asparagales*, но до некоторой степени соответствуют видам рода *Asparagus*. Это семейство было определено нами как тахителическое (быстро эволюционирующее) и в области белковых признаков (Чупов, Кутявина, 1980).

Перигониальные нектарники в роде *Galanthus*

Для рассматриваемой группы таксонов характерны два типа нектарников: 1) перигониальные, расположенные на листочках околоцветника; 2) гинециальные септальные, образующие нектароносные полости в перегородках — септах синкарпного гинецея. Перигониальные нектарники характерны для более примитивных таксонов (Fahn, 1953; Swamy, 1979). Это было подтверждено и для рассматриваемых здесь таксонов пор. *Asparagales* (Чупов, 1984). Для группы более примитивных семейств (до сем. *Iridaceae*) характерны нектарники перигониального типа. В сем. *Iridaceae* встречаются как перигониальные, так и септальные нектарники. Для более продвинутых семейств характерны только септальные нектарники. Известно только одно исключение — род *Galanthus* (*Amaryllidaceae*).

В сем. *Amaryllidaceae* около 60 родов. Тип нектарников в специальных исследованиях определен для 18 из них. В 16 родах установлены септальные нектарники, в роде *Leucojum* — диск, в роде *Galanthus* наряду с диском функционируют нектарники и более примитивного перигониального типа (Daumann, 1970).

Род *Galanthus* — один из 3—4 родов в основном тропического сем. *Amaryllidaceae*, приспособившихся к более северным условиям существования, что потребовало значительных преобразований, в первую очередь, видимо, в физиологической сфере. И представители этого рода, вероятно, наилучшим образом преуспели в этом. Из всех северных *Amaryllidaceae* этот род наиболее богат видами (до 17, *Leucojum* — 10, *Sternbergia* — 7), наиболее далеко продвигается на север (до 53° с. ш.) и в горах поднимается до альпийского пояса (Melchior, 1964; Артюшенко, 1970).

Строение семенной кожуры в семействах *Agavaceae* и *Dracaenaceae*

Особенности строения семенной кожуры в семействах рассматриваемого филума также дают примеры возврата отдельных структур в примитивное состояние в таксонах, подвергающихся значительным прогрессивным эволюционным преобразованиям. В более примитивных группах семенная кожура состоит из производных как наружного, так и внутреннего интегументов. В сем. *Iridaceae* встречаются таксоны с разнообразным строением семенной кожуры. У части из них она состоит из производных обоих интегументов. У некоторых сохраняется только 1 слой клеток внутреннего интегумента; и, наконец, имеются таксоны, у представителей которых все слои клеток внутреннего интегумента в зрелой семенной кожуре полностью облитерированы.

В семействах *Amaryllidaceae, Hyacinthaceae, Phormiaceae, Hemerocallidaceae, Asphodelaceae, Asparagaceae* и в большей части сем. *Alliacea* зрелая семенная кожура состоит только из производных наружного интегумента. В семействах *Ruscaceae, Convallariaceae, Polygonataceae* эволюция семенной кожуры идет несколько иным путем. Семенная кожура в этих семействах тоже состоит из производных одного интегумента, но внутреннего, в то время как слои наружного интегумента частично или полностью разрушаются. Однако в сем. *Agavaceae* и в родах *Sansevieria, Nolina, Cordyline, Dracaena* из сем. *Dracaenaceae* снова обнаруживается 2-слойная семенная кожура, состоящая из производных как наружного, так и внутреннего интегументов (Оганезова, 1987, 1989; Чупов, Немирович-Данченко, 1988). Обе эти группы — и сем. *Agavaceae*, и сем. *Dracaenaceae* (в узком смысле, в объеме перечисленных выше родов) — являются таксонами, претерпевшими значительные эволюционные преобразования. Сем. *Agavaceae* еще раньше было отмечено нами как группа тахителлической эволюции морфологических признаков (Чупов, Кутявина, 1980). Трибы этого семейства так значительно отличаются друг от друга морфологически, что обычно их относили к разным семействам (*Agavaceae* и *Liliaceae, Liliaceae* и *Amaryllidaceae*) или к разным подсемействам, как теперь стало понятно, сборной группы — сем. *Liliaceae* s. l. Таковы роды травянистых (*Hosta*) и древовидных (*Agaveae, Yucceae*) растений, раздельнолепестные (*Yucceae*) и сростнолепестные (*Hosteae, Agaveae*), обладающие нижней (*Agaveae*) и верхней (остальные роды) завязью. Древовидные представители сем. *Dracaenaceae* отличаются от других представителей пор. *Asparagales*, в подавляющем большинстве травянистых, габитуально, а следовательно, и всеми сопутствующими особенностями — наличием вторичного роста, значительным развитием механических тканей, а главное, приспособлением к аридным условиям существования большей части своих видов (за исключением рода *Sansevieria*).

Другая филогенетическая ветвь однодольных прослеживается от мелантиевоподобных предков через роды *Streptopus, Scoliopus, Clintonia, Medeola* к сем. *Liliaceae* s. str. В этом семействе, являющемся наиболее продвинутым в рассматриваемой линии эволюционного развития, завязь рода *Tulipa* выделяется своим примитивным обликом. Она имеет удлиненную вытянутую форму и без какой-либо выраженной морфологической границы переходит в рыльце. Столбик почти или совершенно отсутствует. Рыльца при этом оказываются сидячими, как у весьма примитивных таксонов. (Полную аналогию здесь, однако, провести трудно, поскольку сидячие рыльца обычно характерны для апокарпных таксонов, а завязь в роде *Tulipa* остается синкарпной). В то же время этот род находится в стадии крайне интенсивных эволюционных преобразований. В отличие от всех *Liliaceae* растения этого рода лишены нектарников (за исключением *T. sylvestris* L., у которого они становятся андроцеальными (Талиев, 1931); у всех остальных представителей сем. *Liliaceae* имеются перигониальные нектарники). В связи с потерей нектарников должны были произойти и определенные изменения в опылении растений. По признакам вегетативной сферы род *Tulipa* является одним из наиболее продвинутых членов сем. *Liliaceae*, и А. П. Хохряков (1975 : 147) в данном случае вполне справедливо завершает этим родом одну из линий эволюционного развития однодольных: цветок у тюльпанов, как правило, один, запасающая чешуя луковиц одна, стеблевых листьев очень немного.

Значительные эволюционные преобразования происходят в эмбриологической сфере растений рода *Tulipa*. Для однодольных у них чрезвычайно разнообразная по характеру апертур пыльца: обычная для однодольных 1-бороздная, безапертурная и специфическая, вероятно, 3-бороздная, являющаяся оригинальным эволюционным достижением однодольных. В отличие от 3-бороздной пыльцы двудольных борозды пыльцевых зерен рода *Tulipa* расположены в полярных, а не в меридиональных плоскостях (Куприянова, 1948; Schulze, 1980; Данелия, Косенко, 1990; Косенко, 1990).

Т. Ф. Петрова (1977), проводя исследование эмбриологических признаков лилейных, обосновывает существование эволюционного ряда с нарастанием депрессии халазальной части зародышевых мешков, обеспечивающей наличие необычных их типов в этом семействе. Род *Tulipa* наряду с родами *Cardiocrinum* и *Notholirion* занимает в этом ряду терминальное положение: *Lilium—Fritillaria—Lloydia—Erythronium—Tulipa, Cardiocrinum, Notholirion.*

В роде необычайно велико также число типов зародышевых мешков — до 5. Развитие зародыша в роде *Tulipa* не укладывается ни в один из типов эмбриологических классификаций и было выделено в отдельную группу эмбриогенеза с замедленной дифференциацией зародыша. (Этот же тип развития зародыша встречается еще в роде *Erythronium*).

Таким образом, возврат в более примитивное состояние завязи в роде *Tulipa* происходит на фоне весьма значительных эволюционных преобразований во многих системах органов представителей этого рода.

Примеры предполагаемых возвратов признаков в примитивное состояние, которые не удается связать с компенсационными процессами

Надо сказать, что не всегда достаточно явный возврат одного из признаков в более примитивное состояние удается связать со значительными эволюционными преобразованиями других признаков. Так, в процессе эволюции рассматриваемых таксонов четко прослеживается тенденция к образованию безлистного цветоносного побега — стрелки. Уже в сем. *Iridaceae* стеблевые листья, как правило, заметно меньше прикорневых. Более примитивные таксоны, за редкими исключениями, имеют хорошо облиственные цветоносные стебли. Довольно хорошо развитые черешковые листья имеются, в частности, на стеблях представителей рода *Veratrum*, относительно которого распространено мнение, что все развитые листья в этом роде являются прикорневыми. Напротив, у представителей пор. *Asparagales* (сем. *Alliaceae, Agavaceae, Phormiaceae* и т. д.) облиственные цветоносные стебли — редкое исключение. Подобные отклонения от общего правила наблюдаются в роде *Asphodelino*, у которого происходит явная реверсия по рассматриваемому признаку — цветоносный стебель несет большое количество хорошо развитых листьев. Хорошо облиственный цветонос характерен также для родов *Polygonatum* и *Maianthemum*. Однако во всех 3 родах не просто найти какие-либо значительные эволюционные преобразования (возможно, вследствие недостаточности нашего анализа, охватывающего лишь незначительное количество признаков, а также недостатков принимаемой системы). Действительно, семейства *Dracaenaceae* и *Polygonataceae* — наиболее близкие друг другу таксоны пор. *Asparagales*. Но их филогенетические взаимоотношения остаются невыясненными. Если сем. *Polygonataceae* в эволюционном плане является предшественником *Dracaenaceae*, то в облиственности стеблей представителей сем. *Polygonataceae* не приходится видеть явления компенсационного возврата. В противном случае (если *Polygonataceae* является производным *Dracaenaceae* или их предков) облиственность их стеблей можно рассматривать как один из примеров подобного явления, так как разница между древовидными фанерофитами тропического и субтропического поясов планеты и травянистыми геофитами, многие представители которых доходят до полярных широт, достаточно велика.

Возможное объяснение явления компенсирующего возврата признаков в примитивное состояние. Предположение о существовании общего фактора эволюции

Рассмотренные примеры возврата разнообразных признаков в более примитивное, чем у предположительно предковых таксонов, состояние именно в группах, наиболее продвинутых в эволюционном отношении по большому количеству других признаков, или в группах, где эволюционный процесс достигает большого напряжения, формируя близкородственные, но резко отличающиеся друг от друга таксоны (как, например, роды сем. *Agavaceae*), требуют объяснения.

Нам кажется, что на основе рассмотренного материала можно высказать предположение, что существует некоторый неспецифический общий фактор, ресурс которого обеспечивает возможность эволюционных преобразований самых разнообразных признаков. Явление компенсирующего возврата свидетельствует о том, что организмы имеют определенную свободу маневра в использовании этого фактора и могут развивать один признак за счет перевода на более низкий эволюционный уровень других признаков, достигавших ранее более высокого уровня.

Компенсирующий возврат признаков в примитивное состояние и закон Долло

Предлагаемое толкование рассмотренных фактов как явления возврата признаков в примитивное состояние до некоторой степени противоречит закону или, лучше сказать, принципу Долло, согласно которому повторное появление признаков, утраченных в процессе эволюции, невозможно. Однако уже давно П. П. Сушкиным (1915) было введено дополнение, получившее известность как поправка Сушкина к закону Долло. Она гласит, что возврат признака, исчезнувшего из взрослого состояния, возможен, если он еще сохранился на ранних стадиях онтогенеза. Поправка эта, как и сам принцип Долло, была сформулирована на основе изучения зоологического материала. Однако думается, что нет принципиальных оснований для нераспространения ее и на ботанические объекты. Вероятно, исследования в этом направлении могли бы быть достаточно благодатным полем деятельности и для сравнительно-анатомических исследований у растений. К сожалению, у нас сейчас нет данных, указывающих на то, что рассмотренные примеры подпадают под действие поправки Сушкина. Однако современные исследования дают основания и для других поправок к вышеупомянутому закону. Открытие супрессорных мутаций на молекулярно-генетическом уровне показало существование различных возможностей для возврата к первоначальному «дикому» фенотипу при произошедших генетических изменениях мутационного характера (см., например: Инге-Вечтомов, 1989).

Вообще современные эволюционисты склонны допускать и прямой возврат отдельных признаков, ограничивая действие принципа Долло невозможностью воссоздания только сложных структур типа цельных генотипов видов: «...обратная мутация по данному признаку может привести к повторному возникновению данного гена, но не генотипа в целом, к вторичному появлению данного признака, но не фенотипа в целом» (Тимофеев-Ресовский и др., 1969 : 234).

Дополнительные замечания

1. Предполагая существование «общего фактора эволюции», мы не пытаемся в настоящее время предугадать или обсудить его природу. Но то, что мы в данной работе определяем как некоторое нерасчленимое пока единство (фактор эволюции), может представлять собой целую иерархию более частных факторов, в своем совокупном действии обеспечивающих эволюционные возможности организма.

2. Вероятно, мы гораздо чаще встречаемся с компенсирующим отставанием в эволюционном развитии отдельных признаков, чем с компенсирующим возвратом признаков в примитивное состояние.

Термином «компенсирующее отставание» мы определяем такую ситуацию, когда можно предполагать постоянное отвлечение ресурса общего фактора эволюции от развития какого-либо признака при непрерывном развитии других. Однако трактовка подобных случаев в плане именно компенсирующих процессов по крайней мере в настоящее время при отсутствии представлений о механизме компенсации будет совершенно бездоказательной. На общем фоне гетеробатмии, обусловленной самыми разнообразными причинами, гетеробатмию, вызванную именно компенсирующим отставанием, видимо, вычленить не удастся.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т. Амариллисовые СССР. Л., 1970. 187 с.

Данелия И. М., Косенко В. Н. Морфология пыльцы кавказских видов рода *Tulipa* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 293—298.

Инге-Вечтомов С. Г. Генетика с основами селекции. М., 1989. 592 с.

Косенко В. Н. Возможные направления эволюции оболочки пыльцевого зерна в роде *Tulipa* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 7. С. 929—943.

Куприянова Л. А. Морфология пыльцы однодольных растений // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. 1948. Т. 7. С. 163—262.

Оганезова Г. Г. Систематическое положение некоторых спорных для *Asphodeloideae* (*Liliaceae*) родов по данным анатомической структуры плодов и семян // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 8. С. 1009—1019.

Оганезова Г. Г. Сравнительная анатомия семян и систематика лилейных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1989. 40 с.

Петрова Т. Ф. Цитоэмбриология лилейных. Подсемейство *Lilioideae*. М., 1977. 213 с.

Сушкин П. П. Обратим ли процесс эволюции? // Новые идеи биологии. М., 1915. № 8. С. 1—39.

Талиев В. И. Процесс видообразования в роде *Tulipa* // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1931. Т. 24. № 2. С. 3—122.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1969. 408 с.

Хохряков А. П. Соматическая эволюция однодольных. М., 1975. 196 с.

Чупов В. С. Положение семейства *Liliaceae* s. str. (подсемейство *Lilioideae* семейства *Liliaceae* s. l.) в системе. Анализ признаков // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1451—1461.

Чупов В. С. Некоторые таксономически и филогенетически важные признаки строения тычинок // Бот. журн. 1990а. Т. 75. № 7. С. 965—973.

Чупов В. С. Заметки о филогенетических связях некоторых групп однодольных // Бот. журн. 1990б. Т. 75. № 8. С. 1092—1101.

Чупов В. С., Кутявина Н. Г. Филогения некоторых групп лилейных по данным серологического анализа // Система и эволюция высших растений. Л., 1980. С. 101—110.

Чупов В. С., Немирович-Данченко Е. Н. Морфолого-анатомические признаки семян предстaвителей некоторых групп однодольных в связи с их систематикой // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 952—964.

Daumann E. Das Blutennektarium der Monocotyledonen // Feddes Repert. 1970. Vol. 80. N 7. P. 463—590.

Fahn A. The topography of the nectary in the flower and its phylogenetical trends // Phytomorphology. 1953. Vol. 3. N 4. P. 424—426.

Melchior H. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. 12 Aufl. Berlin, 1964. 666 S.

Schulze W. Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren 6 // Wiss. Zeitschr. 1980. Bd 29. H. 4. S. 609—634.

Swamy D. Nectaries of certain Arctic and sub-Arctic plants on pollination // Rhodora. 1979. Vol. 81. N 827. P. 363—407.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 12 XI 1993

SUMMARY

The phenomenon, which may be described as the restitution of certain characters into preceding primitive stage during evolution is discovered. This phenomenon is established in the taxa in which most of the other characters under went the greatest evolutionary transformations. This conclusion allows to suppose the existance of a general unspecific factor of evolution, whose expenditure on the evolutionary development of one structures may be compensated by the reorganization of other structures into more primitive condition.

УДК 581.524.3
© 1995

А. Б. Георгиевский

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОКОН В ЕЛЬНИКАХ-ЧЕРНИЧНИКАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ

A. B. GEORGIEVSKY. CYCLIC DYNAMICS OF VEGETATION IN THE GAPS OF BILBERRY-SPRUCE FORESTS IN THE SOUTHERN TAIGA

Проанализирована циклическая динамика растительности в окнах коренных ельников-черничников зеленомошных Центрально-лесного биосферного заповедника со времени образования окон до вхождения в состав основного массива леса. Выявлено несколько возрастных стадий развития растительности в окнах: открытые окна, зарастающие, средневозрастные, приспевающие. Восстановление древостоя в окнах преимущественно идет за счет развития ели и через смену пород; каждой возрастной стадии окна соответствует определенный характер растительного покрова. Цикл зарастания окна — 100 лет.

Коренные еловые леса сохранились от рубок в Центрально-лесном биосферном государственном заповеднике (ЦЛБГЗ) в Тверской обл. и считаются эталоном ельников южной тайги европейской части России. Ельники в ЦЛБГЗ представлены всеми группами типов; по данным лесоустроителей (Проект..., 1984—1985), здесь преобладают леса VII класса возраста и старше (68 % площади) с разновозрастной структурой древостоев (52 %) при среднем возрасте ели 130 лет. Такая структура обусловлена длительным, местами полным отсутствием выборочных и концентрированных рубок, сильных пожаров. Она определялась главным образом экзо- и эндодинамическими процессами распада, восстановления и изреживания древостоев. За период наблюдений в заповеднике средний возраст ельников возрос с 83 лет в 1939 г. до 129 лет в 1984 г., возрос и средний запас древесины на 1 га с 250 до 311 м^3. Однако за этот же период произошло уменьшение среднего прироста древесины с 3.0 до 2.6 м^3/га. Наибольший текущий прирост запасов наблюдается в ельниках в возрасте до 50 лет, затем он снижается, к 120 годам достигает нулевого значения, а в 190 лет становится отрицательным. В настоящее время в еловых лесах заповедника практически отсутствует текущий прирост, так как средний естественный прирост равен естественному отпаду. Из приведенных данных лесоустроителей видно, что ельники ЦЛБГЗ в своей основе, вероятно, достигли предела в развитии и пребывают в состоянии неустойчивого равновесия.

Как показывают наблюдения, основная неоднородность в строении ельников заповедника вызвана воздействием сильных ветров в сочетании с сезонной переувлажненностью глинистых почв и поверхностным размещением корневых систем ели. В такие периоды происходит массовый валеж зрелых и перестойных ельников с образованием окон в лесном пологе, хотя одиночный отпад старых деревьев в ельниках ЦЛБГЗ (слабые и средние нарушения, по терминологии лесоустроителей) идет постоянно и даже в тихую погоду. Последний массовый вывал деревьев в ЦЛБГЗ произошел осенью 1987 г., когда к началу августа выпала месячная норма осадков. К этому времени почва уже была переувлажнена обильными дождями, не впитывала воду и раскисла. В сложившихся условиях, когда связь корневых систем деревьев с почвой сильно ослабла, шквальный ветер, достигавший скорости 23 м/с, вызвал массовый вывал древостоев. Размеры образовавшихся средних по величине окон составляли в поперечнике от нескольких десятков до двух-трех сотен метров, а длина больших окон, протянувшихся в виде полос, была от нескольких сотен метров до километра. Такая картина наблюдалась автором (визуальный осмотр с вертолета) на всей территории заповедника, но особенно большие развалы отмечены в северных, труднодоступных кварталах ЦЛБГЗ. Общая площадь вывалов, по глазомерной оценке, составила около 30 % от лесопокрытой площади заповедника. Надо отметить, что явление это не исключительное для ЦЛБГЗ, оно наблюдалось и ранее в периоды больших колебаний осадков. Так, в 1938—1939 гг. в период засухи выпад елового древостоя составил 10—15 % (Васильев, 1950). Лесоустроителями (Проект..., 1984—1985) были зафиксированы поврежденные в той или иной степени древостои на 3627 га (13 % лесопокрытой площади), в том числе на 750 га (20 %) была отмечена сильная степень повреждений, т. е. сплошные вывалы различной давности. Отмечено также, что из 750 га на 475 (63 %) древостои были нарушены бурей в 1969 г. Наибольшие разрушения приходились на ельники, в осинниках их было 11 %, а в березняках — 4 %. В наиболее высокой степени, по данным лесоустроителей, вывалам подвержены ельники сфагново-черничный (39 %), черничный (33 %), кисличное-сфагновый (28 %), что обусловлено поверхностным размещением корневых систем ели в этих типах леса. В то же время наиболее поврежденным, хотя и в разной степени (слабой, средней, сильной), оказался ельник липняково-ясменниковый (65 %) в связи с преобладанием в нем старых древостоев, VII—VIII классов возраста.

Исследования последнего десятилетия в лесах различных зон дают основание утверждать, что массовый выпад деревьев с образованием окон и дальнейшим их зарастанием путем сукцессий — явление закономерное для естественной динамики лесов всех зон (Runcle, 1982; Brocaw, 1985; Lorimer, 1989; Spies, Franclin, 1989; Whitmore, 1989, и др.). При этом окна являются основным средством омоложения спелых и перестойных лесов, поддержания в них разновозрастной структуры. Установлено также, что нормальный процесс формирования окон в пологе не нарушенных человеком лесов идет со средней скоростью 0.4—1 (2 %) в год (Hartshorn, 1978; Runcle, 1981, 1982; Franclin et al., 1984; Lieberman et al., 1985; Parcer et al., 1985; Barden, 1989; Harmon, Chen Hua, 1991). С такой же скоростью происходят зарастание окон и закрытие в них лесного полога, в результате чего естественные процессы распада и восстановления в лесных массивах находятся в состоянии динамического равновесия, лес как система в целом сохраняет свою устойчивость во времени. Реальное существование в естественных лесах циклической динамики растительности и иллюзорность теории климакса леса показаны на базе анализа различных материалов В. И. Василевичем (1993). И, видимо, не случайно теория климакса была воспринята весьма отрицательно советскими геоботаниками (Василевич, 1983). Против нее активно выступал еще В. Н. Сукачев (1942, 1948). Он считал, что вполне неизменной и устойчивой единицы растительного покрова быть не может, развитие растительности не имеет конца.

На основании исследований мы пришли к выводу, что периодически повторяющиеся развалы древостоев в лесах ЦЛБГЗ, так же как и постоянный отпад деревьев, — явление закономерное, поэтому здесь принципиально не может формироваться завершенная разновозрастная структура и не может существовать климаксовый или субклимаксовый лес, что в недавнее время в условиях заповедного режима допускалось как вполне вероятное (Факторы..., 1983).

Материалы и методы

С позиций такого подхода мы с 1989 г. изучали окна в еловых лесах ЦЛБГЗ с начала их образования и на различных стадиях зарастания. Основной метод работы заключался в геоботаническом обследовании окон различных сукцессионных стадий на трансекте 150 м шириной. Окном считался свободный от древостоя участок леса с его валежом ели и других пород, причем размеры окна обычно превышали высоту господствующего древесного яруса. Небольшие прогалины в пологе, естественные разреженные участки леса и поляны без валежа мы рассматривали как не отличающиеся от основной лесной растительности. Более подробно методика работ, основные выводы по динамике растительности в окнах ельников ЦЛБГЗ изложены мною ранее (Георгиевский, 1992). В данной работе анализируется динамика растительности в окнах коренных ельников зеленомошной группы, главным образом в ельнике черничном.

Строение зрелого елового леса

Без углубленного изучения состава, строения и функционирования этого сообщества трудно разобраться в тех процессах, которые происходят в ельниках при разрушении древесного яруса. Главнейшим фактором, безусловно, является прекращение мощного средообразующего влияния эдификаторной синузии ели, сопровождающееся резким изменением экологических и фитоценотических условий на открытых пространствах. Происходящие вслед за этим изменения растительного покрова в окнах затрагивают все ярусы и все растительные группировки коренного леса. Поэтому до описания фитоценотических процессов, происходящих в окнах, необходимо охарактеризовать строение зрелого елового леса.

Ельники зеленомошной группы составляют основу еловых лесов ЦЛБГЗ и сопряжены с плакорными, сезонно переувлажняемыми местообитаниями. В центре группы находятся ельники черничные, произрастающие на кислых, слабо дренированных, средне и сильно оподзоленных оторфованных почвах тяжелых суглинков. На более дренированных участках пологих склонов со среднеподзолистыми почвами ельники черничные переходят в различные ассоциации ельников кисличных. С другой стороны экологического ряда на переувлажненных почвах плоских участков и понижений к ельникам черничным примыкают ельники сфагново-черничные, образующие особую группу ассоциаций, тем не менее несущие в себе важнейшие черты зеленомошных ельников. В совокупности группа ассоциаций зеленомошных ельников составляет около 40% площади еловых лесов ЦЛБГЗ, из них ельники черничный и чернично-кисличный — по 18% каждый.

Будучи типичными по экологии, ельники черничного ряда в заповеднике имеют характерные особенности таежных ельников, отмеченные Сукачевым (1930): 1) сомкнутый ярус из ели с небольшим участием мелколиственных пород; 2) отсутствие развитого подлеска из кустарников; 3) разреженный и бедный по видовому составу травяно-кустарничковый ярус, в котором доминируют черника и таежное мелкотравье; 4) моховой покров из типичных лесных мхов *Hylocomium splendes* и *Pleurozium schreberi*.

Древостой группы более производителен, чем в северной тайге (I—III классы бонитета), он характеризуется высокими сомкнутостью крон (0.6—0.8) и полнотой (0.7—0.8). Низкополнотные древостои (0.3—0.5) соответствуют зарастающим ветровальным участкам. В составе древостоев значительное участие принимают осина и береза. По нашим данным, средний состав ельника черничного 6—7Е4—3Ос1Б, а сфагново-черничного — 8Е2Б+Ос; чистые ельники черничные в заповеднике практически не встречаются. Важной чертой ельников-черничников в ЦЛБГЗ является большое количество елового подроста (до 20—30 тыс. шт./га). По возрастному составу он неоднороден, что связано с периодичностью семеношения ели. В массовом количестве встречается подрост до 10-летнего возраста, что свидетельствует о преобладающей гибели елового подроста именно в первое 10-летие жизни. В дальнейшем подрост сохраняется только в более благоприятных условиях освещенности и в просветах полога, но имеет заторможенный рост. К 25 годам он едва достигает 0.5—0.6 м при годичном приросте в высоту 1.5—3.0 см (рис.1, *1*). Находящийся в угнетенном состоянии, но способный доживать до 60 лет подрост ели

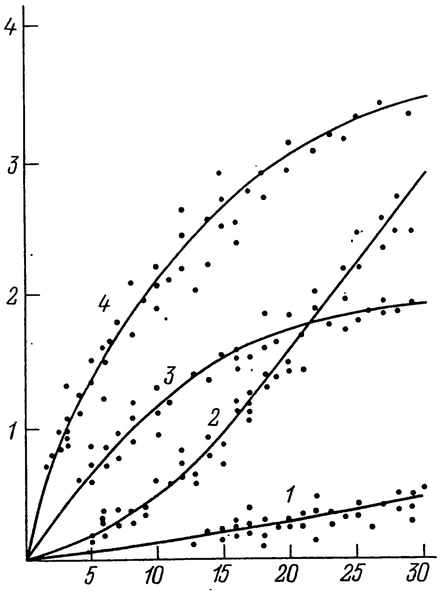


Рис. 1. Ход роста ели (*1, 2*) и рябины (*3, 4*) в высоту в составе леса (*1, 3*) и в окне (*2, 4*).

По оси абсцисс — возраст деревьев, лет; по оси ординат — высота стволов, м.

становится важным фактором устойчивости лесных массивов. Можно констатировать, что подрост в таком большом количестве — это постоянный резерв новых поколений елового древостоя, способный в короткие сроки заполнить редины, окна и большие по площади развалы. Другой немаловажной и давно отмеченной чертой зеленомошных ельников (Ткаченко, 1911; Тюрин, 1916; Мелехов, 1933, и др.) является приуроченность елового подроста к повышенным элементам нанорельефа, чаще всего органогенного происхождения, т. е. к разложившимся пням, колодам, корневым вывалам. Значительно меньшее число елочек встречается в понижениях, здесь они и более слабые, и быстрее отмирают с возрастом. Характерно также, что жизнеспособный подрост ели произрастает чаще группами и приурочен к просветам в лесном пологе и разреженным участкам леса. Это касается в большей степени старших поколений подроста. Среди молодых поколений связь между размещением подроста и структурой лесного полога проявляется слабее. Она определяется главным образом возрастным процессом изреживания.

Помимо елового подроста в зеленомошных ельниках всегда имеется подрост березы и осины, как правило, вегетативного происхождения и сильно угнетенного. Не достигая 10-летнего возраста, он большей частью отмирает из-за недостатка света под пологом елового леса, а сохраняется только в осветленных местах. Вследствие мощного эдификаторного воздействия ели и бедности почв подлесок разреженный (проективное покрытие 0.1 % и менее), сильно угнетен и очень беден флористически. По численности в подлеске преобладает рябина *Sorbus aucu-paria*,[1] очень редко встречаются сильно угнетенные ива козья *Salix caprea*, клен *Acer platanoides* и жимолость *Lonicera xylosteum*.

Учет показывает, что число побегов рябины достигает 2—3 тыс. на 1 га, по высоте они редко превышают 1—1.5 м: рябина под пологом леса плохо растет в высоту, а достигнув возраста 15—20 лет, начинает засыхать, не выдерживая далее неблагоприятных условий (рис. 1, *3*).

Из-за бедности подзолистых почв питательными веществами, особенно недостатка в них азота (Карпов, 1961, 1969), а также из-за сильного угнетающего воздействия древостоя ели довольно слабо развивается травяно-кустарничковый покров, сформированный рыхлыми группировками растений с большими пробелами между ними. При этом общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса редко превышает 40—50 %. Флористически он беден: в нем насчитывается 11—13 видов, из которых 10 являются константными, определяющими структуру и внешний облик яруса. Вертикальное строение также упрощено. Верхний подъярус (25—40 см) образует черника *Vaccinium myrtillus*, в нем же встречаются более редкие виды: овсяница лесная *Festuca altissima*, щучка *Deschampsia cespitosa*, хвощ лесной *Equisetum sylvaticum*, щитовник широкий *Dryopteris dilatata*. Другие константные виды — кислица *Oxalis acetosella*, седмичник *Trientalis europaea*,

---

[1] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

ТАБЛИЦА 1

Состав подлеска и травяно-кустарничкового яруса коренного ельника-черничника

Виды	Обилие, баллы	Проективное покрытие, %	Встречаемость, %	Константность, %
Sorbus aucuparia	1—2	5—10	—	100
Salix caprea	<1	—	—	10
Acer platanoides	<1	—	—	<10
Lonicera xylosteum	<1	—	—	<10
Vaccinium myrtillus	4—5	30	90	100
V. vitis-idaea	1	<5	30	90
Dryopteris dilatata	2	20	50	80
Gymnocarpium dryopteris	<1	<5	10	30
Thelypteris phegopteris	<1	<5	10	20
Equisetum sylvaticum	1	10	30	70
Linnaea borealis	1	<5	70	100
Majanthemum bifolium	2	5	60	100
Trientalis europaea	1	<5	30	90
Oxalis acetosella	2	20	70	90
Goodyera repens	1	<5	10	50
Lycopodium annotinum	1	<5	10	60
Rubus idaeus	1	5	20	40
Festuca altissima	1	<5	30	80
Luzula pilosa	<1	—	20	40
Deschampsia cespitosa	<1	—	<10	<10
Rubus saxatilis	<1	—	<10	30
Solidago virgaurea	<1	—	<10	20
Chamaerion angustifolium	<1	—	<10	10

майник *Majanthemum bifolium*, линнея *Linnaea borealis*, брусника *Vaccinium vitis-idaea* — входят во второй подъярус (около 10 см). Горизонтально травяно-кустарничковый покров распределен в ельнике черничном довольно равномерно, но с пробелами и рединами; при этом просветы больше связаны с ровными и пониженными элементами рельефа, а повышенные места, как правило, густо покрыты таежными растениями. Оба подъяруса хорошо сосуществуют, хотя местами черника не развивается и таежное мелкотравье произрастает отдельно. Наиболее высокой встречаемостью в ельнике черничной группы обладают 4 вида — *Vaccinium myrtillus* (90—100 %), *Oxalis acetosella, Majanthemum bifolium* (по 80 %) и *Linnaea borealis* (70 %). Встречаемость *Dryopteris dilatata* и *Vaccinium vitis-idaea* — 50 %, *Trientalis europaea* — 30 %. Эти лесные бореальные виды с высокой константностью (около 100 %) и встречаемостью выше 30 % составляют основу травяно-кустарничкового покрова (табл. 1). Их фитоценотический оптимум приходится на таежный лес, хотя экологические условия зеленомошных ельников для них довольно ограничены. Лесных неморальных видов, ценотический оптимум которых находится за пределами зеленомошных ельников, очень немного; они характеризуются малой константностью, низкой встречаемостью и незначительным обилием в составе травяно-кустарничкового покрова. Таковы, например, *Thelypteris phegopteris* и несколько больше распространенный вид *Festuca altissima*. Неморальные травы обладают высокой теневыносливостью, но требовательны к условиям минерального питания, в ельниках они подавляются из-за конкуренции корневых систем деревьев, поэтому угнетены и редки (Карпов, 1961).

Третью группу в травяно-кустарничковом ярусе составляют растения, благоприятные условия для которых находятся за пределами елового леса, т. е. в составе

ТАБЛИЦА 2

Состав синузий основных мхов и лишайников коренного ельника-черничника

Синузии	Виды	Обилие, баллы	Встречаемость, %	Константность, %
Напочвенные зеленые мхи	*Pleurozium schreberi*	4—5	70	100
	Hylocomium splendens	3	60	100
	Plagiothecium curvifolium	1	20	40
	Rhytidiadelphus triquetrus	1	10	20
	Climacium dendroides	1	10	10
	Dicranum majus	1	20	40
	D. scoparium	1	40	70
	Mnium cuspidatum	1	20	40
Напочвенные сфагновые и бриевые мхи	*Sphagnum girgensohnii*	1—2	20	90
	Polytrichum commune	1	20	60
Эпифитные зеленые мхи	*Brachythecium curtum*	1	20	60
	Ptilidium pulcherrimum	1	20	50
	Plagiothecium curvifolium	1	10	30
	Dicranum scoparium	1	20	40
	Ptilium crista-castrensis	1	5	10
Эпифитные лишайники	*Hypogymnia physodes*	2—3	—	100
	Parmelia sulcata	1—2	—	80
	Parmeleopsis ambigua	1—2	—	60
	Cetraria glauca	1	—	30
	Alectoria implex	<1	—	20
	Xanthoria parietina	<1	—	20
	Usnea glabrescens	<1	—	20

травянистых сообществ открытых пространств и окон, а также вырубок. Встречаемость этих растений в лесу очень низкая (менее 10 %), обилие единичное, состояние крайне угнетенное. Это своеобразные виды-реликты, сохранившиеся единично от первоначальных открытых фаз в динамике ельников черничных. К ним относятся *Rubus idaeus, Deschampsia cespitosa, Chamaerion angustifolium, Melampyrum nemorosum*. Это светолюбивые растения с небольшой требовательностью к богатству почвы, за исключением *Rubus idaeus* и *Chamaerion angustifolium*, хорошо развивающихся именно на обогащенных почвах. В фитоценозах открытого типа (окна, вырубки) растения этой группы быстро разрастаются и способны на некоторое время угнетать и вытеснять здесь коренные таежные виды.

Важную роль в коренных ельниках-черничниках ЦЛБГЗ играет синузия зеленых мхов, от которых зависят в большой мере температурный и водный режимы почвы, возобновление и приживаемость растений. Основу мохового покрова слагают в разных соотношениях 2 содоминанта — *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens* — с более редким участием других зеленых мхов (табл. 2). Присутствие сфагновых мхов возрастает в понижениях по мере увеличения влажности почв. Общее проективное покрытие мохового яруса достигает 50—60 %. Всего в составе ельника черничного ряда нами отмечено более 20 видов мхов и лишайников, из которых примерно половина произрастает на почве, а остальные приурочены к основаниям стволов, пней, колод, а также к стволам и ветвям елей, осин, берез (последнее относится больше к эпифитным лишайникам).

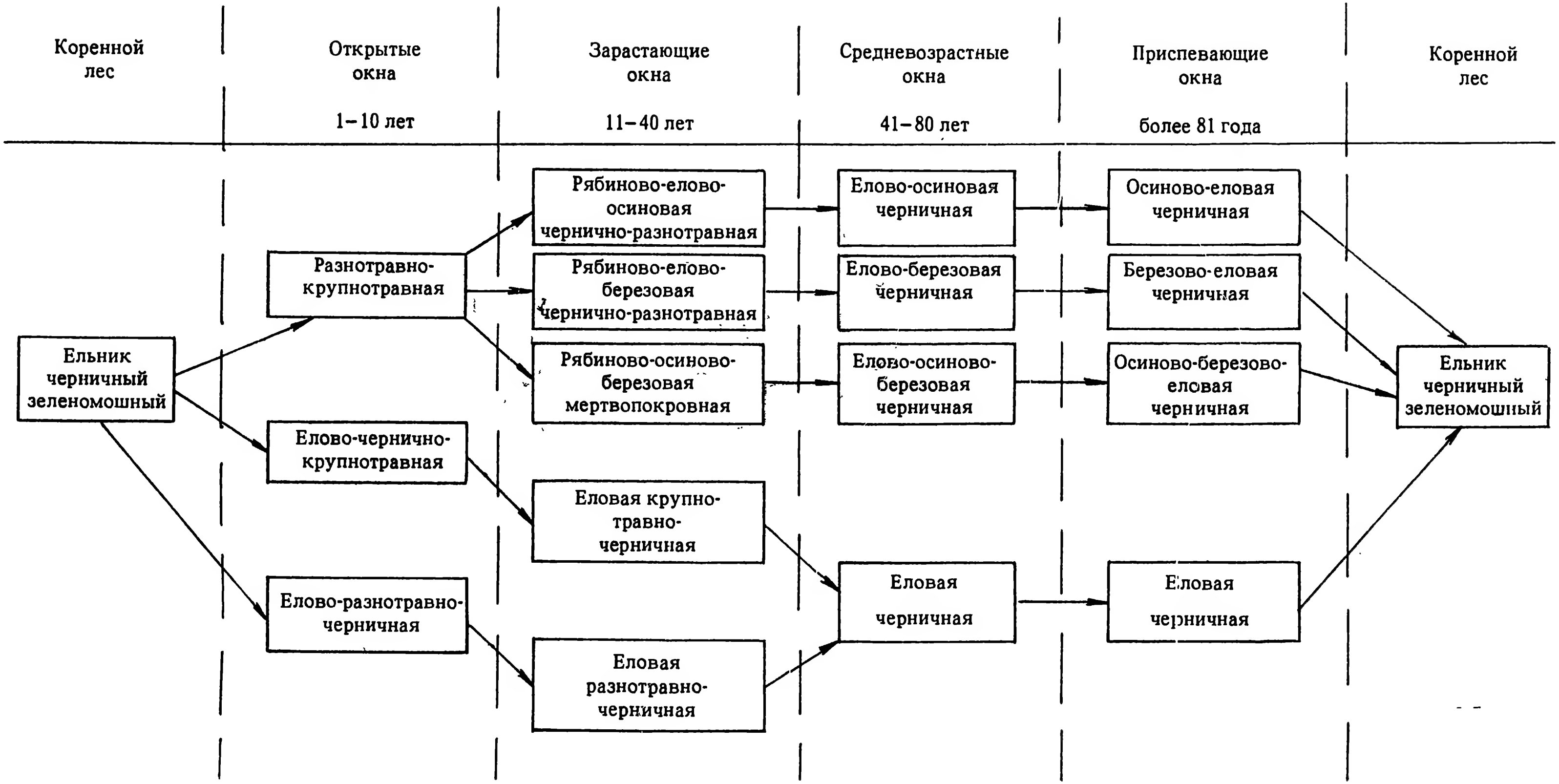
Ярус напочвенных зеленых мхов при постоянном господстве 2 вышеуказанных олиготрофных видов и участии других, более редких видов (*Plagiothecium curvifolium, Dicranum scoparium, D. majus*) и еще более редких мезотрофных мхов (например, *Rhytidiadelphus triquetrus*) распределен довольно равномерно. Плотность зеленого мохового ковра возрастает на повышениях нанорельефа, на гниющей древесине и в местах приствольных повышений. Сфагновые мхи произрастают пятнами, их площадь небольшая, порядка 5—10 %. В средневозрастных и старых сообществах при основаниях стволов сформированы синузии мхов в составе *Brachythecium curtum, Dicranum scoparium, Ptilidium pulcherrimum* и др. (табл. 2). На этих же участках леса значительного развития достигают эпифитные лишайники, покрывающие нередко до 40—50 % поверхности стволов елей, осин, берез и части нижних ветвей. Обилие и распространенность лишайников определяются местными условиями освещенности под пологом леса. В составе флоры эпифитов доминирует *Hypogimnia physodes*, затем следуют *Parmeleopsis ambigua, Parmelia sulcata*, реже встречаются *Cetraria glauca, Alectoria implex, Xanthoria parietina, Usnea glabrescens*.

Изменение эколого-фитоценотических условий во вновь образующихся окнах зеленомошных ельников

Как уже указывалось выше, решающим фактором перестройки растительности в окнах является выключение из лесной системы эдификаторного яруса ели. В результате этого, во-первых, вся фотосинтетически активная радиация (ФАР) распределяется (по крайней мере ближе к середине окна) между травяно-кустарничковым, моховым покровами и сохранившимся при вывале стволов подростом ели и других пород, в то время как в зеленомошных ельниках до 90 % ФАР поглощается пологом ели и только 6 % достигает мохового покрова (Структура..., 1973); во-вторых, происходит выключение корневой конкуренции елового древостоя, препятствующей росту растений и внедрению в еловый лес других видов (Карпов, 1961). Эти два момента играют основную роль в ускорении роста имеющихся растений и флористическом обогащении растительности.

Из других факторов надо указать на увеличение продолжительности светового дня в окнах, изменение режима влажности и увеличение амплитуды суточных и сезонных температур. К локальным факторам можно отнести нарушения в почвенном покрове при вывале деревьев вместе с корневыми системами. При этом образуются свободные экониши в виде корневых воронок, обычно заполненных водой. Чаще всего они зарастают мхами с преобладанием *Sphagnum girgensohnii*; здесь также поселяются ситник *Juncus effusus*, вейник *Calamagrostis arundinacea*. Гниющие вывалы служат местом поселения ряда растений (в частности, здесь обильно разрастается малина). Сам выворот корней с большим объемом почвы оказывается важным для процесса переработки и рыхления почвенного горизонта в лесу. О значительности этого процесса свидетельствует обстоятельное исследование Е. Б. Скворцовой с соавт. (1983). Гниющий валеж стволов на длительный период обогащает бедные почвы в окнах и служит субстратом для поселения многих видов растений и развития нового елового подроста.

Основным неблагоприятным моментом вывала древостоя в окнах становится то, что при своем падении стволы с ветвями охлестывают или даже полностью уничтожают некоторое количество подроста ели. Наблюдения показывают, что плотность подроста ели во вновь образовавшихся окнах становится определяющим фактором дальнейшего хода их зарастания. При достаточном количестве подроста ели зарастание окна происходит в основном за его счет при небольшом участии мелколиственных пород и незначительных изменениях в травяно-кустарничковом и моховом покровах (рис. 2). В таких случаях растительность в окнах быстрее возвращается к своему исходному типу. Однако такая динамика в целом не характерна для большинства окон; число окон с такой динамикой зарастания не превышает 20 % от их общего количества. Значительно чаще зарастание окон идет путем ряда смен в древесном ярусе с перестройкой травяно-кустарничкового покрова и в какой-то степени соответствует зарастанию вырубок еловых лесов.



Коренной лес
Открытые окна
1–10 лет
Зарастающие окна
11–40 лет
Средневозрастные окна
41–80 лет
Приспевающие окна
более 81 года
Коренной лес
Ельник черничный зеленомошный
Разнотравно-крупнотравная
Елово-чернично-крупнотравная
Елово-разнотравно-черничная
Рябиново-елово-осиновая чернично-разнотравная
Рябиново-елово-березовая чернично-разнотравная
Рябиново-осиново-березовая мертвопокровная
Еловая крупно-травно-черничная
Еловая разнотравно-черничная
Елово-осиновая черничная
Елово-березовая черничная
Елово-осиново-березовая черничная
Еловая черничная
Осиново-еловая черничная
Березово-еловая черничная
Осиново-березово-еловая черничная
Еловая черничная
Ельник черничный зеленомошный

Рис. 2. Схема динамики ассоциаций в окнах ельника-черничника.

Стадии зарастания окон

Во всем разнообразии растительности в окнах ельника черничного можно выделить несколько последовательно развивающихся и закономерно сменяющих одна другую возрастных стадий зарастания окон (рис. 2). В первое 10-летие после образования окна изменение растительного покрова в нем происходит очень динамично. Оно идет от неустойчивых и ценотически несформированных группировок в более устойчивые фитоценозы. Доминантами этих ценозов остаются коренные травяно-кустарничковые группы, а также формируются и смешанные группировки из крупнотравных и пионерных растений. Сочетание этих двух основных формирований может быть самым различным. В составе растительного покрова открытых окон встречается до 34 видов растений (табл. 3). При этом сугубо таежные виды в некоторых случаях испытывают угнетение, а в других вполне сосуществуют с такими сильными ценозообразователями, как вейник, иван-чай, щучка. Это объясняется также тем, что на бедных дерново-подзолистых почвах даже в условиях открытых сообществ эти виды не способны в первые 1—3 года захватить большие площади, а произрастают отдельными особями среди пятен черники и таежного мелкотравья. При благоприятных условиях (отсутствии густого подроста ели или мелколиственных пород, наличии свободных от лесных полукустарничков площадей) высокотравье активно разрастается, подавляя коренные синузии. Наилучшего своего развития оно достигает на 4—7-й год, но в дальнейшем уже начинает испытывать воздействие формирующегося подроста деревьев.

После 10 лет со времени смыкания мелколиственного или мелколиственно-елового подроста разнотравно-крупнотравная растительность начинает деградировать и трансформироваться в нижние ярусы соответствующих сообществ. Ряд видов травянистых растений открытых окон при этом полностью выпадает (табл. 3). В некоторых окнах плотность рябиново-осиново-березового мелколесья бывает настолько высокой, что травяной покров почти полностью погибает из-за затенения, а моховой покров отмирает под слоем обильного листового опада. В таких окнах формируются мертвопокровные молодняки, под пологом которых выживают только немногие кустики черники и редкие теневыносливые травы. По нашим данным, критической для травостоя является сомкнутость древесного яруса 0.8, при которой обилие травянистых видов начинает уменьшаться. Число подроста и молодых деревьев в зарастающих окнах велико и достигает 40—60 тыс. шт. в пересчете на 1 га. Преобладают деревца березы пушистой и осины (до 30—40 тыс. шт./га), ель, за редким исключением, обычно составляет менее трети состава. Важно подчеркнуть, что молодняк ели представлен активно растущим из-под предшествующего древостоя подростом. Новых всходов в самих окнах обнаруживается мало, так как они почти полностью погибают в густом травяно-кустарничковом покрове. То же происходит и при восстановлении лесосек, где в лиственных молодняках, возникших на месте вырубок ельников-черничников, всходы ели в первые годы полностью погибают, а успешное укоренение их происходит только под пологом 3—4-летнего лиственного молодняка (Жанет, 1957). Таким образом, только подрост предварительного возобновления обеспечивает успешное заселение окон елью. Напротив, береза хорошо возобновляется уже в первые 5 лет на стадии открытых окон и быстро растет. Береза возобновляется в основном семенным путем, тогда как рябина и осина размножаются преимущественно вегетативно. Мелколиственные породы на стадии зарастающих окон (11—40 лет) интенсивно растут и становятся выше ели, несколько замедляя своим затенением ее развитие (рис. 3).

На стадии средневозрастных окон (41—80 лет) продолжается активный рост мелколиственных пород, причем внутри- и межвидовая конкуренция приводит к быстрой дифференциации берез и осин по классам жизненности. В первой половине этой стадии ель еще находится в подчиненном положении, и только тогда, когда береза и осина замедляют свой рост в высоту (примерно в 60—70 лет) и их ослабленные особи начинают в массе отмирать, ель становится доминирующей в

ТАБЛИЦА 3

Динамика обилия растений травяно-кустарничкового яруса в окнах ельника-черничника

Виды	Возраст окон, лет				Коренной лес
	0—10	11—40	41—80	>80	
Vaccinium myrtillus	4—5	2—3	2—3	4—5	4—5
V. vitis-idaea	1	1	1	1	1
Dryopteris dilatata	2—3	2—3	2	1	2
Gymnocarpium dryopteris	1	1	1	—	<1
Thelypteris phegopteris	—	1	1	<1	<1
Equisetum sylvaticum	2	2	2	1	1
Linnaea borealis	2	2	2	1	1
Majanthemum bifolium	1	1	1	2	2
Trientalis europaea	2	2	2	1	1
Oxalis acetosella	1	1	1	2	2
Goodyera repens	1	1	1	1	1
Lycopodium annotinum	1	1	2	2	1
Rubus idaeus	2—3	2	1	1	1
Festuca altissima	2—3	2	2	1	1
Luzula pilosa	1	1	1	1	<1
Deschampsia cespitosa	2	1	1	<1	<1
Rubus saxatilis	1	1	<1	<1	<1
Solidago virgaurea	2	1	<1	<1	<1
Chamaerion angustifolium	2	1	<1	<1	<1
Juncus effusus	2	1	—	—	—
Carex globularis	1	1	—	—	—
Agrostis gigantea	1	1	—	—	—
Athyrium filix-femina	1	1	1	—	—
Melampyrum nemorosum	1	1	—	—	—
Angelica sylvestris	1	1	—	—	—
Calamagrostis arundinacea	1	1	—	—	—
Cirsium heterophyllum	1	—	—	—	—
Impatiens noli-tangere	1	—	—	—	—
Epilobium montanum	1	—	—	—	—
Crepis paludosa	1	—	—	—	—
Viola mirabilis	1	—	—	—	—
Ranunculus acris	1	—	—	—	—
R. cassubicus	1	—	—	—	—
Geranium sylvaticum	1	—	—	—	—

древесном ярусе. Одновременно под влиянием мощной корневой конкуренции и возрастающей эдификаторной роли ели идет преобразование травяно-кустарничкового покрова в соответствующий ельнику черничному комплекс растений с преобладанием кустарничков и таежного мелкотравья. На этой стадии из покрова выпадает еще 5—8 травянистых видов, а обилие остающихся значительно снижается (табл. 3).

На стадии приспевающих окон (80—100 лет) в основе своей заканчивается формирование растительности ельника черничного типа. Доминирующий древостой ели достигает более 20 м высоты, береза и осина уходят во второй, подчиненный ярус, за редким исключением, в виде мощных деревьев, поднявших свои кроны высоко вверх на стадии средневозрастных окон и вошедших в господствующий полог совместно с елью. Подлесок из рябины, ивы козьей окончательно

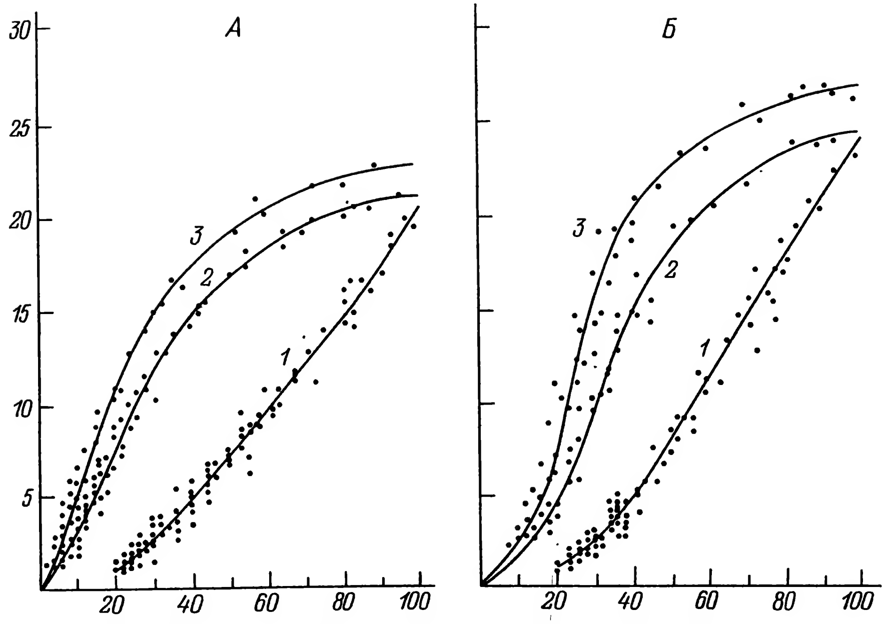


Рис. 3. Ход роста деревьев в окнах в высоту (*А*) и в диаметре (*Б*).

1 — ель, *2* — береза, *3* — осина. По осям абсцисс — возраст деревьев, лет; по осям ординат: *А* — высота стволов, м; *Б* — диаметр стволов, см.

подавляется елью и переходит в подчиненное и угнетенное состояние. В таком лесу формируется жизнеспособный подрост ели. Травяно-кустарничковый покров почти завершает свое развитие при господстве вышеуказанных константных видов. В целом на этой стадии растительность в окне становится малоотличимой от окружающего его коренного ельника-черничника. Что касается мохового покрова, то он в целом на всех стадиях не претерпевает значительных изменений, за небольшим исключением, когда в стадии открытых и зарастающих окон несколько возрастает обилие сфагновых мхов, а в мертвопокровных молодняках зарастающих окон площади мхов сокращаются под листовым опадом. Однако в большей части окон на всех сукцессиях обилие и состав напочвенного мохового покрова лишь немного колеблются в ту или иную сторону.

В возрасте 100—120 лет ельник-черничник в окне уже полностью соответствует исходному коренному типу. Таким образом, цикл развития растительности в нем на данном участке леса завершается. Из изложенного выше следует, что в естественных условиях Русской равнины мало вероятно формирование чистых еловых древостоев даже при заповедном режиме. В коренном еловом лесу по ходу его естественного развития постоянно поддерживаются смешанный состав пород и разновозрастная структура древостоя.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 246 с.

Василевич В. И. Некоторые новые направления в изучении динамики растительности // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 10. С. 1—15.

Васильев И. С. Водный режим подзолистых почв // Тр. Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева. М., 1950. Т. 32. С.74—296.

Георгиевский А. Б. Фаза окон в коренных еловых лесах южной тайги // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 52—62.

Жанет В. А. О смене пород и формировании елово-лиственных насаждений в подзоне южной тайги. М., 1957. 15 с.

Карпов В. Г. О влиянии конкуренции корней деревьев на ассимиляционную деятельность таежных трав в еловых лесах // ДАН АН СССР. 1961. Т. 140. Вып. 5. С. 1205—1208.

Карпов В. Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л., 1969. 336 с.

Мелехов И. С. О возобновлении ели на гарях // Лесн. хоз-во и лесоэксплуатация. 1933. № 10. С. 30—32.

Проект организации и развития охранной и научной деятельности Центрально-лесного гос. заповедника. Объяснительная записка. Т. 1. Калинин, 1984—1985. 284 с.

Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф. Экологическая роль ветровалов. М., 1983. 187 с.

Структура и продуктивность лесов южной тайги. Л., 1973. 311 с.

Сукачев В. Н. Руководство к исследованию типов лесов. М.—Л., 1930. 318 с.

Сукачев В. Н. Идея развития в фитоценологии // Сов. ботаника. 1942. № 1-3. С. 5—17.

Сукачев В. Н. Советское направление в фитоценологии // Вестн. АН СССР. 1948. № 2. С. 101—108.

Ткаченко М. Е. Леса Севера. Ч. 1 // Тр. по лесному опытному делу. 1911. Вып. 25. С. 6—82.

Тюрин А. В. Еловые насаждения в северной и северо-восточной России // Тр. по лесному опытному делу. 1916. Вып. 58. С. 5—93.

Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л., 1983. 318 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Barden L. S. Repeatability in forest gap research: studies in the Great Smoky Mountains // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 558—559.

Brocaw N. V. L. Gape-phase regeneration in tropical forest // Ecology. 1985. Vol. 66. N 3. P. 682—687.

Franclin J. F., Klopsch M., Luchessa K. J. Tining and causes of mortality in natural coniferous forests of Oregon and Washington // Bull. Ecol. Soc. Amer. 1984. Vol. 65. N 3. P. 206.

Harmon M. E., Chen Hua. Coarse woody debris dynamics in two old grouth ecosystems // BioSci. 1991. Vol. 41. N 9. P. 604—610.

Hartshorn G. S. Trefalls and tropical forest dynamics // Tropical trees as living system. N. Y., 1978. P. 617—638.

Lieberman D., Lieberman M., Peralta R., Hartshorn G. S. Mortality patterns and stand turnover rates in wet tropical forest in Costa Rica // J. Ecol. 1985. Vol. 73. P. 915—924.

Lorimer C. G. Relative effects of small and large disturbances on temperate hardwood forest structure // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 565—567.

Parcer G. R., Leopold D. J., Eichenberger J. K. Tree dynamics in an old-growth decidious forest // For. Ecol. Manag. 1985. N 11. P. 31—57.

Runcle J. R. Gap regeneration in some old-growth forests of eastern United States // Ecology. 1981. Vol. 62. N 4. P. 1041—1051.

Runcle J. R. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America // Ecology. 1982. Vol. 63. N 5. P. 1533—1546.

Spies T. A., Franclin J. F. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forest of the Pacific Northwest // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 543—545.

Whitmore T. C. Canopy gaps and the two major groups of forest trees // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 536—538.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 6 VI 1994

SUMMARY

The cyclic dynamics are investigated in the canopy gaps of native old Norway spruce forest of southern taiga in European Russia. Wind-falls and wind-breaks (25 %) are the main cause for the gap formation. Four age groups were distinguished: open (0—10 years), overgrowing (11—40), middle age (41—80), mature age (> 80). The regeneration of the forest vegetation in the gaps is either due to mainly Norway spruce development or to succession of the grass-dwarfshrub cover in the gaps by the birch and aspen. Each of the age stage of the gap has its own characteristics of the vegetation cover. It takes 100—120 years for the gap to be fully overgrown by the primary forest type.

УДК 581.526.35(470.317)
© 1995

В. А. Смагин

БОЛОТА ЮГА КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ (БАССЕЙН НИЗОВЬЕВ РЕКИ УНЖИ)

V. A. SMAGIN. MIRES OF THE SOUTHERN PART OF THE KOSTROMA REGION (BASIN OF THE RIVER UNZHA LOWER REACHES)

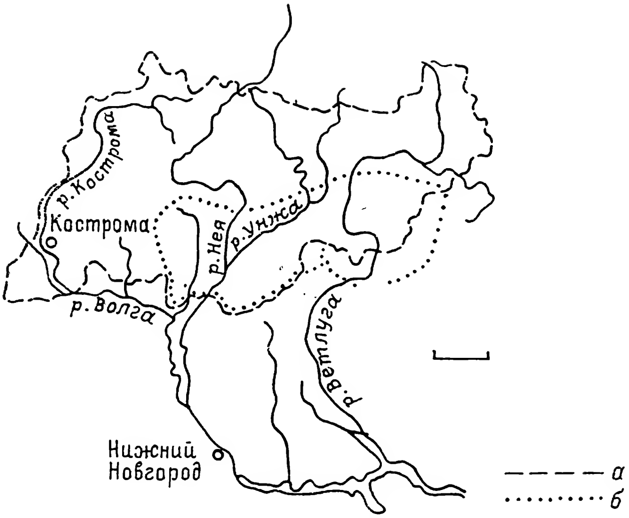
На основании маршрутного геоботанического исследования (июль, 1990 г.) описана растительность болот юга Костромской обл. и Ветлужского р-на Нижегородской (Горьковской) обл. Выяснено, что наибольшие площади занимают крупные верховые сосново-сфагновые болота с плоской поверхностью, почти целиком покрытые сообществами ассоциации Sphagnetum magno-pinosum и только по краям — сообществами мезотрофной и евтрофной растительности лагга или сообществами лесо-болота ассоциации Pinetum sphagnosum. Часто встречаются и низинные болота, но они невелики.

В настоящей работе приведены результаты экспедиции, предпринятой в 1990 г. в южную часть Костромской обл. и северо-восточную часть Горьковской (ныне Нижегородской) обл. (см. рисунок). Экспедиция была запланирована как первый этап серии экспедиций в восточные и юго-восточные регионы Европейской России для исследования болотной растительности в целях написания соответствующего раздела в работе «Растительность болот России». В настоящее время степень изученности растительности болот России по областям весьма различна: в некоторых регионах на Северо-Западе (в Карелии, в Ленинградской, Псковской, Новгородской областях), в Центральном Черноземье инвентаризация флоры и растительности болот проведена достаточно полно, в то же время в ряде районов Средней России (в Костромской и Кировской областях, в Удмуртской, Чувашской, Марийской республиках и др.) таких работ практически не велось.

Заболоченность Костромской обл. в целом невелика: по данным на 1971 г. (Черкасов, 1976), торфяные болота площадью более 1 га занимают всего 3.5 % территории области. Распределены они неравномерно. Одним из наиболее заболоченных районов является Макарьевский, расположенный на юге области. Болота Костромской обл. относятся к зоне верховых сосново-сфагновых и низинных травяных болот, к восточноевропейской провинции, для которой характерны верховые сосново-сфагновые болота с *Chamaedaphne calyculata, Ledum palustre, Eriophorum vaginatum, Sphagnum magellanicum,* небольшие по площади и имеющие довольно плоскую поверхность (Боч, Мазинг, 1979). Кроме того, здесь встречаются низинные травяные болота, черноольшатники, а также низинные еловые и березовые болота. Болота провинции описаны в соседних с Костромской областях — Пермской (Генкель, Красовский, 1934; Данилова, 1948, 1964; Генкель, 1974), Нижегородской (Кац, 1928; Смирнова, 1974, 1979), а также в юго-западной части Вологодской обл. (Денисенков, 1968).

Всего было исследовано 27 болот и сделано 112 геоботанических описаний.

Флора исследованных болот оказалась довольно бедной: всего отмечено около 100 видов сосудистых растений, 16 видов сфагновых и 12 видов бриевых мхов. К числу наиболее активных видов, встречающихся обильно во многих сообществах,



Район исследований.

а — граница областей, *б* — граница района исследований. Масштабная линейка — 50 км.

относятся *Chamaedaphne calyculata, Andromeda polifolia, Eriophorum vaginatum, Oxycoccus palustris, Carex rostrata, C. vesicaria.* Редкие виды не встречены, за исключением *Sphagnum platyphyllum.*

Растительность болот юга Костромской обл. тоже большим разнообразием не отличается. Здесь описаны 20 ассоциаций, которые приведены далее.

Класс Oxycocco-Sphagnetea Br.-Bl. et Tx. 43

Порядок Sphagnetalia magellanici Kästn. et Hoss 33

Союз Sphagnion fusci Br.-Bl. 20

1. Асс. Ledo-Sphagnetum fusci Du-Rietz 21.

Ассоциация для болот региона не свойственна и встречается очень редко. Представлена 2 описаниями, сделанными на Котловском болоте (Кадыйский р-н), где имеется грядово-мочажинный комплекс (ГМК). Ее сообщества располагаются на грядах и кочках. От сообществ той же ассоциации болот Северо-Запада (Боч, Смагин, 1993) они отличаются отсутствием северных и субатлантических видов *Betula nana, Empetrum nigrum, Rubus chamaemorus, Oxycoccus microcarpus, Calluna vulgaris.*

Типичным можно считать описание № 138а от 12 VII 1990, сделанное на гряде ГМК на Котловском болоте (цифрами в скобках здесь и далее показано проективное покрытие, %): *Eriophorum vaginatum* (30), *Andromeda polifolia* (5), *Chamaedaphne calyculata* (2), *Drosera rotundifolia* (1), *Oxycoccus palustris* (10), *Sphagnum fuscum* (30), *S. angustifolium* (30), *S. magellanicum* (15), *S. nemoreum* (20), *Polytrichum alpestre* (2).

Союз Sphagnion magellanici Kästn. et Flöss 33

2. Асс. Chamaedaphne-Sphagnetum magellanici Bogdanowskaja-Guiheneuf 28 em Boč 90.

Ассоциация занимает гряды в грядово-мочажинном и кочки в коврово-кочкарном комплексах, а также значительные по площади участки болот, но в последнем случае ее сообщества носят производный характер, так как они образовались на месте асс. Sphagnetum magno-pinosum после гибели древостоя. Ассоциация отличается маловидовым составом, константным набором видов. Представлена 10 описаниями.

Пример — описание № 225 от 25 VII 1990, Артемьевское болото у пос. Первомайское, Макарьевский р-н. *Pinus sylvestris* (8), *Eriophorum vaginatum* (20), *Chamaedaphne calyculata* (12), *Oxycoccus palustris* (12), *Vaccinium uliginosum* (1), *Ledum palustre* (1), *Sphagnum magellanicum* (20), *S. angustifolium* (70).

От сообществ этой же ассоциации болот Северо-Запада отличается отсутствием *Rubus chamaemorus, Betula nana, Empetrum nigrum, Calluna vulgaris.*

3. Асс. Sphagnetum magno-pinosum Филатов 13, Юрьев 13.

Ассоциация покрывает наибольшую часть площади болот региона. Отличается невысоким (5—6 м) и малосомкнутым (0.2—0.3) древесным ярусом из сосны, сомкнутым моховым ярусом из *Sphagnum angustifolium* или *S. fallax*, в меньшей мере — из *S. magellanicum* и наличием травяно-кустарничкового яруса, сложенного 5—6 видами, состав которых не претерпевает изменений, варьируют лишь количественные соотношения между ними. По сравнению с описаниями этой ассоциации болот Северо-Запада России здесь отсутствуют *Calluna vulgaris, Rubus chamaemorus, Empetrum nigrum, Sphagnum fuscum.*

Пример — описание № 168 от 21 VII 1990, болото Дудинское, Макарьевский р-н. *Pinus sylvestris* F. Litvinowii, h = 4—5 м, сомкнутость древостоя 0.2. *Eriophorum vaginatum* (20), *Andromeda polifolia* (10), *Chamaedaphne calyculata* (8), *Oxycoccus palustris* (12), *Drosera rotundifolia* (+), *Sphagnum magellanicum* (25), *S. angustifolium* (70).

4. Асс. Sphagnetum betulo-pinosum Филатов 13, Юрьев 13.

Ассоциация представлена 7 описаниями, которые следует отнести к разным субассоциациям — fruticuletosum и menyanthetosum, но они по составу доминантов несколько отличаются от таковых на болотах Северо-Запада (Смагин, 1988). Из группы олиготрофных видов преобладает *Eriophorum vaginatum*, а не кустарнички, из группы мезотрофных — осоки (*Carex lasiocarpa* и *C. rostrata*), вахта в составе группы не отмечена.

Пример — описание № 205 от 23 VII 1990, болото у урочища Медяны, Макарьевский р-н. Sphagnetum betulo-pinosum menyanthetosum. Древостой: сомкнутость 0.2, состав 9Б1С. *Betula pubescens*, h = 4 м, подрост 5 %; *Pinus sylvestris*, h = 4 м, подрост 1 %; *Carex rostrata* (40), *Eriophorum vaginatum* (5), *Phragmites australis* (1), *Vaccinium uliginosum* (+), *Oxycoccus palustris* (10), *Polytrichum commune* (2), *Sphagnum angustifolium* (90).

Класс Vaccinietea uliginosi Tx. 55

Порядок Vaccinietalia uliginosi Tx. 55

Союз Ledo-Pinion Tx. 55

5. Асс. Pinetum sphagnosum Kakc 14.

Ассоциация полностью покрывает небольшие лесные болота, ее сообщества располагаются по окраинам крупных верховых болот. Характеризуется более высоким (8—10 м) и сомкнутым (0.4—0.5) древостоем, наличием и чаще всего доминированием в травяно-кустарничковом ярусе *Ledum palustre, Vaccinium uliginosum*, а также присутствием диагностических видов *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Carex globularis, Pleurozium schreberi.* От сообществ ассоциации болот Северо-Запада отличается отсутствием *Calluna vulgaris, Empetrum nigrum, Rubus chamaemorus*, но, так как они и там встречаются редко и в небольшом количестве, эти различия незначительны.

Типичным можно считать описание № 174 от 18 VII 1990, болото у д. Богданово, Ветлужский р-н, Нижегородская обл. Древостой: сомкнутость 0.4, состав 8С2Б+Е. *Pinus sylvestris*, h = 12 м; *Betula* *pubescens*, h – 5—7 м; *Picea abies*, h – 7 м; *Ledum palustre* (25), *Vaccinium uliginosum* (12), *V. myrtillus* (10), *V. vitis-idaea* (1), *Chamaedaphne calyculata* (1), *Carex globularis* (2), *Melampyrum pratense* (1), *Pleurozium schreberi* (15), *Polytrichum alpestre* (1), *Sphagnum flexuosum* (20), *S. angustifolium* (55).

Союз Betulion pubescens Tx. 55

6. Асс. Betuleto-pinetum sphagnosum Корчагин 40.

Ассоциация представлена 3 описаниями. Отличается от асс. Sphagnetum betulo-pinosum более высоким (12—15 м) и сомкнутым (0.4—0.5) древостоем и группой видов, характерных для асс. Pinetum sphagnosum (*Carex globularis*, *Vaccinium myrtillus* и др.). Занимает целиком небольшие лесные болота или располагается в прибрежной части верховых болот.

Типичным является описание № 209 от 24 VII 1990, болото у урочища Медяны, Макарьевский р-н. Древостой: сомкнутость 0.4, состав 8С2Б. *Pinus sylvestris*, h – 12 м; *Betula pubescens*, h – 8 м; *Carex lasiocarpa* (10), *C. rostrata* (3), *C. globularis* (2), *Drosera rotundifolia* (+), *Chamaedaphne calyculata* (1), *Oxycoccus palustris* (1), *Vaccinium vitis-idaea* (3), *V. myrtillus* (1), *Ledum palustre* (10), *Polytrichum commune* (15), *Aulacomnium palustre* (+), *Pleurozium schreberi* (3), *Sphagnum magellanicum* (25), *S. russowii* (2), *S. angustifolium* (50).

7. Асс. Betuletum caricoso-sphagnosum Ануфриев 23.

Ассоциация представлена 6 описаниями. Древесный ярус таких же высоты и сомкнутости, как и в предыдущей ассоциации, образован *Betula pubescens*. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают евтрофные виды. Сообщества ассоциации располагаются в лагге болот, в рукавах стока с болот, занимают небольшие лесные болота.

Типичным является описание № 175 от 18 VII 1990, лесное болото у д. Богданово, Ветлужский р-н, Нижегородская обл. Древостой: сомкнутость 0.4, состав 8Б2С+О. *Pinus sylvestris*, h – 10—12 м, подрост (+); *Betula pubescens*, h – 8 м, подрост (5); *Populus tremula*, h – 6 м; *Picea abies*, подрост (+); *Sorbus aucuparia*, подрост (+); *Frangula alnus* (+); *Salix cinerea* (3); *Carex lasiocarpa* (30), *C. nigra* (2), *Molinia caerulea* (20), *Dactylorrhiza maculata* (1), *Melampyrum pratense* (1), *Eriophorum vaginatum* (2), *Equisetum sylvaticum* (2), *Comarum palustre* (+), *Pleurozium schreberi* (10), *Polytrichum alpestre* (1), *Sphagnum squarrosum* (5), *S. centrale* (10), *R. russowii* (10), *S. girgensohnii* (55).

8. Асс. Betuletum pubescentis-caricosum nom. nov.

Ассоциация представлена 2 описаниями, сделанными в рукавах стока с болота у урочища Медяны.

Пример — описание № 193 от 22 VII 1990, болото у урочища Медяны, Макарьевский р-н. Древостой: сомкнутость 0.5, состав 9Б1С. *Betula pubescens*, h – 10 м; *Pinus sylvestris*, h – 10 м; *Calla palustris* (50), *Carex vesicaria* (25), *C. lasiocarpa* (8), *Sphagnum fallax* (25).

Класс Scheuchzerio-Caricetea nigrae (Nordhagen 36) Tx. 37

Порядок Scheuchzerietalia palustris Nordh 36

Союз Rhynchosporion albae Koch 26

9. Асс. Caricetum limosae Osvald 23.

В составе ассоциации выделены три субассоциации — sphagnetosum angustifolii, sphagnetosum baltici, sphagnetosum cuspidati. Первая из них представлена 2 описаниями. Эти сообщества занимают «окна» среди болотного сосняка (Sphagnetum magno-pinosum), где деревья погибли; они относятся к фации Eriophorum vaginatum, так как именно этот вид доминирует в травяно-кустарничковом ярусе. Вторая субассоциация представлена 3 описаниями, относящимися к фациям Eriophorum vaginatum (2 описания) и типичной (1 описание). Она описана в мочажине ГМК, на ковре в кочкарно-ковровом комплексе, в западине посреди болотного сосняка. Третья субассоциация встречена только на болоте Котловском в озерках и мочажинах грядово-озерково-мочажинного комплекса (ГОМК), представлена также 3 описаниями, относящимися к фациям Scheuchzeria palustris (2 описания) и типичной (1 описание). Далее приведены примеры описаний ассоциации.

Описание № 145б от 13 VII 1990, болото Котловское, Кадыйский р-н, ковры в кочкарно-ковровом комплексе. Caricetum limosae sphagnetosum angustifolii — фация Eriophorum vaginatum. *Eriophorum vaginatum* (25), *Andromeda polifolia* (8), *Chamaedaphne calyculata* (2), *Oxycoccus palustris* (5), *Drosera rotundifoia* (+), *Sphagnum angustifolium* (80), *S. magellanicum* (10).

Описание № 138б от 12 VII 1990, болото Котловское, Кадыйский р-н, мочажина в ГМК. Caricetum limosae sphagnetosum baltici — типичная фация. *Carex limosa* (8), *Scheuchzeria palustris* (8), *Eriophorum vaginatum* (1), *Drosera rotundifolia* (1), *D. anglica* (3), *Andromeda polifolia* (2), *Oxycoccus palustris* (1), *Chamaedaphne calyculata* (+), *Sphagnum balticum* (98).

Описание № 135б от 11 VII 1990, болото Котловское, Кадыйский р-н, мочажина в ГМК. Caricetum limosae sphagnetosum cuspidati — фация Scheuchzeria palustris. *Scheuchzeria palustris* (15), *Eriophorum vaginatum* (1), *Chamaedaphne calyculata* (2), *Andromeda polifolia* (3), *Oxycoccus palustris* (1), *Drosera rotundifolia* (+), *D. anglica* (+), *Sphagnum cuspidatum* (98).

Существенных отличий от состава ассоциации болот Северо-Запада нет, отсутствует *Rhynhospora alba.*

Союз Caricion lasiocarpae Vanden Beorghen 49

10. Асс. Caricetum rostratae Osvald 23.

Ассоциация представлена 12 описаниями, приурочена в основном к прибрежным частям верховых болот и включает в себя две субассоциации — sphagnetosum angustifolii и sphagnetosum fallacis. От сообществ ассоциации болот Северо-Запада (Боч, Смагин, 1993) ничем не отличается.

Типичным можно считать описание № 140 от 12 VII 1990, болото Котловское, Кадыйский р-н. Caricetum rostratae sphagnetosum angustifolii. *Pinus sylvestris*, h = 3 м (8), *Betula pubescens*, h = 1 м (3), *Carex rostrata* (25), *Eriophorum vaginatum* (2), *Chamaedaphne calyculata* (2), *Oxycoccus palustris* (2), *Dactylorhiza maculata* (+), *Sphagnum angustifolium* (95).

11. Асс. Caricetum lasiocarpae Osvald 23.

Ассоциация представлена 3 описаниями, занимает те же экотопы, что и предыдущая, и включает в себя тоже две субассоциации — sphagnetosum fallacis и sphagnetosum angustifolii.

Типичным является описание № 229 от 25 VII 1990, Артемьевское болото у пос. Первомайское, Макарьевский р-н. Caricetum lasiocarpae sphagnetosum fallacis. *Pinus sylvestris*, h = 1 м (5), *Carex lasiocarpa* (30), *Eriophorum vaginatum* (3), *Chamaedaphne calyculata* (12), *Oxycoccus palustris* (3), *Andromeda polifolia* (1), *Polytrichum alpestre* (3), *Sphagnum magellanicum* (15), *S. angustifolium* (65).

Класс Phragmiti—Magnocaricetea Klika et Novak 41

Порядок Magnocaricetalia Pignatti 53

Союз Magnocaricion elatae Koch 26

12. Асс. Caricetum vesicariae Br.-Bl. et Denis 26.

Ассоциация представлена 14 описаниями. Ее сообщества располагаются в рукавах стока с болот, в заболоченных старицах, на придорожных болотах, образовавшихся из-за подпруживания стока, на болотах пойм. Ее сообщества, как и сообщества других ассоциаций класса Phragmiti—Magnocaricetea, существенных отличий от описанных ассоциаций болот Северо-Запада не имеют. На низинных болотах региона это самая распространенная ассоциация.

Пример — описание № 189 от 22 VII 1990, заболоченная старица р. Белый Лух, Макарьевский р-н. *Carex vesicaria* (35), *C. acuta* (8), *Calamagrostis neglecta* (5), *Equisetum fluviatile* (2), *Cicuta virosa* (8), *Hyppuris vulgaris* (1), *Calla palustris* (10), *Caltha palustris* (1), *Menyanthes trifoliata* (8), *Galium palustre* (3), *Comarum palustre* (3), *Scutellaria galericulata* (+), *Oenanthe aquatica* (+).

13. Асс. Caricetum acutae Tx. 37.

Ассоциация является второй по распространенности на низинных болотах региона и представлена 4 описаниями. Ее сообщества располагаются в заболоченных старицах, в заболоченном русле ручья, на новообразующихся придорожных болотах, занимают обширные площади на пойменных болотах.

Пример — описание № 165 от 17 VII 1990, болото в пойме р. Ветлуги в 0.5 км выше г. Ветлуга, Нижегородская обл. *Carex acuta* (40), *C. vesicaria* (10), *Comarum palustre* (8), *Naumburgia thyrsiflora* (1), *Equisetum fluviatile* (1), *Salix cinerea* (5), *Galium palustre* (3), *Menyanthes trifoliata* (1), *Lysimachia vulgaris* (+).

14. Асс. Equisetetum fluviatilis Matuszkiewicz 84.

Ассоциация описана 1 раз на «молодом» придорожном болоте, в наиболее обводненной его части, отличается густым ярусом из хвоща (проективное покрытие 50—60 %) и более разреженным — из *Menyanthes trifoliata* и *Hydrocharis morsus ranae.*

15. Асс. Comareto-Caricetum rostratae ass. nov. 16. Асс. Comareto-Caricetum lasiocarpae Smagin 93. 17. Асс. Calamagrostidetum neglectae Tolpa 56.

Ассоциации описаны по 1—2 раза на молодых, с неглубокой торфяной залежью болотах, они ничем не отличаются от описанных ассоциаций болот Северо-Запада (Боч, Смагин, 1993).

18. Асс. Filipenduletum ulmariae.

Ассоциация описана в русле заболачивающегося ручья, отличается густым ярусом высокотравья (проективное покрытие 90 %), образованным *Filipendula ulmaria* с небольшой примесью *Urtica dioica.*

Класс Alnetea glutinosae Br.-Bl. et Tx. 43

Порядок Alnetalia glutinosae Tx. 37

Союз Alnion glutinosae Müller et Görs 58

19. Асс. Carici elongatae—Alnetum medio-europaeum (Koch 26) Tx. et Bodeux 55.

Ассоциация представлена 2 описаниями, сделанными на приручьевых проточных болотах.

Пример — описание № 170 от 17 VII 1990, русло заболоченного ручья в 2.5 км от г. Ветлуга, Ветлужский р-н, Нижегородская обл. Древостой: сомкнутость 0.4, состав 8О2Б. *Alnus glutinosa*, h = 7 м, подрост 12 %; *Betula pubescens*, h — 7 м; *Salix cinerea* (10), *Carex acuta* (10), *C. vesicaria* (1), *C. digitata* (3), *Calla palustris* (30), *Naumburgia thyrsiflora* (+), *Cicuta virosa* (3), *Peucedanum palustre* (1), *Lemna minor* (2), *Hydrocharis morsus ranae* (8), *Alisma plantago aquatica* (+), *Frangula alnus* (+), *Scutellaria galericulata* (2), *Galium palustre* (1), *Comarum palustre* (3), *Stellaria palustris* (1), *Lycopus europaeus* (+), *Lysimachia vulgaris* (+), *Equisetum fluviatile* (1), *Calamagrostis canescens* (15), *Dryopteris cristata* (1), *Climacium dendroides* (15), *Drepanocladus aduncus* (5).

20. Асс. Frangulo-Salicetum cinereae Malcuit 29.

Ассоциация представлена 2 описаниями, сделанными в пойме р. Ветлуги и на болоте, образовавшемся из-за подтопления ручья.

Пример — описание № 164 от 17 VII 1990, болото в пойме р. Ветлуги у г. Ветлуга, Нижегородская обл. *Betula pubescens*, h — 3.5 м (+), *Salix cinerea*, h — 1.5—2 м (30), *S. myrsinifolia*, h — 1.5 м (2), *Carex vesicaria* (35), *C. cespitosa* (5), *C. acuta* (3), *Equisetum fluviatile* (10), *Filipendula ulmaria* (8), *Lysimachia vulgaris* (3), *Galium palustre* (3), *Comarum palustre* (5), *Menyanthes trifoliata* (1), *Caltha palustris* (1), *Stellaria palustris* (+).

Типы болот

В зоне верховых сосново-сфагновых и низинных травяных болот соотношение между различными типами болот по занимаемой площади существенно меняется. В северной полосе верховые болота преобладают над низинными, в южной, наоборот, они занимают значительно меньше площади, чем низинные (Юрковская, 1980). Согласно имеющимся литературным данным о болотах соседних с Костромской областей, наблюдается следующая картина. В юго-западной части Вологодской обл. (Дарвинский заповедник) преобладают олиготрофные болота (60—65 % от общей площади болот), мезотрофные занимают 30, низинные — 5 %. Центральная часть олиготрофных болот занята грядово-мочажинными (ГМК) и грядово-озерково-мочажинными (ГОМК) комплексами, и лишь хорошо дренированные склоны — сосново-кустарничково-сфагновой растительностью. Переходные болота расположены по окраинам верховых или в межгривных понижениях и покрыты осоково-сфагновой, березово (или сосново) -осоково (тростниково) -сфагновой растительностью. Низинные болота расположены по окраинам переходных и в глубоких межгривных понижениях и покрыты тростниковой, осоковой, хвощево-сабельниковой и березово-осоковой растительностью (Денисенков, 1968). В лежащей южнее Нижегородской обл. преобладают низинные болота (66.2 % общей площади болот), мезотрофные занимают 22, олиготрофные — 11.8 % (Смирнова, 1974, 1979). Олиготрофные болота покрыты сосново-кустарничково-сфагновой растительностью, ГМК в центре болот крайне редки. К востоку от Костромской обл. — в Пермской обл. — преобладают верховые болота. Сосновые и сфагновые болота занимают 67.2 %, мезотрофные еловые — 21.5, низинные травяные — 3.9, черноольховые — 7.4 % (Данилова, 1948). Среди сфагновых есть болота, целиком покрытые сосново-кустарничково-сфагновой растительностью (ассоциации Sphagnetum magno-pinosum и Pinetum sphagnosum), а также с ГМК и ГОМК в центральных частях. Среди мезотрофных болот преобладают «лесо-болота» — согры, сосновые, березовые, еловые, с осоковым и сфагновым ярусами; встречаются осоково-сфагновые болота и сплавины озер. Низинные евтрофные болота, приуроченные к старицам и остаточным озерам, покрыты осоковыми, вейниковыми и тростниковыми сообществами; к понижениям пойм — осоковыми и осоково-вейниковыми; к низинам водоразделов и карстовым воронкам — черноольховыми и елово-черноольховыми; к выходам ключей в пойме — осоково-гипновыми сообществами (Данилова, 1948, 1964; Генкель, 1974).

Костромская обл. находится между этими тремя областями. Согласно работе «Торфяной фонд Костромской области» (1947), территория области делится на 4 района: район распространения переходных торфяников, охватывающий наиболее возвышенную северо-западную часть области; район распространения низинных торфяников, занимающий юго-западную и среднюю части западной половины области; район распространения верховых торфяников, расположенных в южной части области; район распространения высокозольных низинных торфяников, занимающий восточную часть области. Болота первых 2 районов в настоящее время являются наиболее пострадавшими от деятельности человека, 3-й же район остался не охвачен промышленной разработкой болот, поэтому с него и было начато изучение растительности болот области. Исследование удалось провести и в юго-западной части 4-го района.

Преобладание в этой части области верховых болот обусловлено обедненным питанием. Наибольшую площадь из них занимают сосново-пушицево-кустарничково-сфагновые болота с плоской поверхностью. Они располагаются на песчаных отложениях речных террас и водоразделов, где чередуются с сосновыми борами.

I. Сосново-пушицево-кустарничково-сфагновые болота. Почти вся их поверхность покрыта сообществами асс. Sphagnetum magno-pinosum, только в окраинной части иногда располагаются сообщества асс. Pinetum sphagnosum. Вдоль берега местами выражен пояс мезотрофной растительности, представленной ассоциациями Caricetum rostratae и Caricetum limosae. Эта растительность в виде «линз» иногда присутствует и на склонах болота, где занимает западины длиной до нескольких сотен метров. Но на большей части болот, расположенных в низовьях р. Унжи, как и на болоте у д. Котлово, о котором речь пойдет далее, наблюдается «обводнение», проявляющееся в наступлении болот на окружающую территорию, образовании водотоков с болот (на молодость их указывает ряд признаков). Это отражается и на растительности: происходит засыхание сосны, о чем свидетельствует большое число стволов отмерших деревьев, полузасохших, которых больше, чем здоровых; одновременно в травяно-кустарничковом ярусе появляется *Carex rostrata.* В частности, это явление наблюдается на значительном по площади участке болота Дудинское. На болоте, лежащем между ним и р. Белый Лух, этот процесс привел к полной смене растительности: болото покрылось мезотрофной растительностью, о чем будет сказано далее. Еще недавно оно было покрыто типичным олиготрофным сосново-кустарничково-сфагновым сообществом, об этом свидетельствует частокол засохших стволов сосен, поднимающийся над несомкнутым и невысоким, только еще формирующимся древесным ярусом из березы (4—5 м).

Сосново-кустарничково-сфагновые болота с грядово-мочажинными комплексами для этого региона не характерны. Здесь они находятся уже на южной границе своего распространения. Нами такое болото встречено в Кадыйском р-не у д. Котлово. Это система нескольких слившихся болот. В центральной части одного из них и на верхней части его склонов находится грядово-озерково-мочажинный комплекс. Занимает он треть соответствующего болотного контура. Бóльшая же часть площади болота покрыта сообществами асс. Sphagnetum magno-pinosum. В центре болота находится вторичное озеро (150 × 200 м), лишенное растительности. Вокруг него расположен грядово-озерково-мочажинный комплекс, далее по направлению к берегу сменяющийся грядово-мочажинным. Гряды покрыты сообществами ассоциаций Chamaedaphne-Sphagnetum magellanici и Ledo-Sphagnetum fusci, мочажины — сообществами асс. Caricetum limosae, а в воде плавает ковер из Sphagnum cuspidatum. Озерки невелики по размерам (40 × 15 м) и занимают 10—20 %, гряды — 30—40, мочажины 40—60 % площади комплекса. Сообщества асс. Sphagnetum magno-pinosum доходят до берега, но на ряде массивов есть контуры, покрытые сообществами асс. Pinetum sphagnosum, встречаются ковроо-кочкарные комплексы с кочками, покрытыми асс. Chamaedaphne-Sphagnetum magellanici, и коврами, покрытыми асс. Caricetum limosae. В отдельных частях болота выражен свойственный болотам этой провинции периферийный ряд мезотрофных и евтрофных ассоциаций (Юрковская, 1980). В прибрежной полосе располагается асс. Caricetum rostratae, у самого берега осоково-сфагновые топи сменяются лаггом, занятым асс. Betuletum caricoso-sphagnosum. Болото ведет наступление на окружающий лес, о чем свидетельствует лесная дорога, в нескольких местах перерезанная стекающими с болота ручьями и сползающими «языками» болота. Наблюдается и гибель сосны: среди ковроо-кочкарных комплексов стоят ее засохшие стволы.

II. Лесные болота — «мшары». Болота этого типа широко распространены по всему рассматриваемому региону. Они расположены в неглубоких понижениях в рельефе, имеющих, как правило, диаметр менее 1 км. Глубина торфяной залежи редко превышает 1 м. Их растительность очень однообразна — представлена лишь асс. Pinetum sphagnosum. Располагаются они среди сосновых или сосново-березовых лесов.

III. Мезотрофные болота. Как правило, крупных мезотрофных болот в этом регионе нет, а характерная для них растительность располагается в периферийной зоне верховых болот. Исключение составляет уже упоминавшееся болото у урочища Медяны. Оно имеет круглую форму, и растительные сообщества располагаются здесь радиальными поясами. Вдоль края болота расположена асс. Pinetum sphagnosum, ширина полосы, занимаемой ее сообществами, составляет несколько сотен метров. Ассоциация имеет признаки, указывающие на то, что здесь произошло заболачивание прилегающего к болоту соснового леса. Далее ее сменяет асс. Sphagnetum betulo-pinosum, занимающая полосу шириной 500—600 м, она недавно сменила асс. Sphagnetum magno-pinosum, о чем свидетельствуют многочисленные стволы засохшей сосны. По мере продвижения к центру болота увеличивается доля мезотрофных видов, в древостое монодоминантом становится береза, в травяно-кустарничковом ярусе — *Carex rostrata* (теряют позиции *Pinus sylvestris* и *Eriophorum vaginatum*). Обширная центральная часть болота (800 × 800 м) занята асс. Caricetum rostratae, береза здесь древесного яруса не образует, ее подрост высотой до 2—2.5 м имеет проективное покрытие 8—12 %. В этой части болота очень обильна клюква и повсюду стоят стволы отмершей сосны. С этого болота в сторону р. Белый Лух стекает ряд водотоков в виде заболоченных ложбин стока, превращающихся в ручьи. Ширина таких ложбин достигает 100 м и они покрыты сообществами мезотрофной и евтрофной болотной растительности, первые относятся к ассоциациям Caricetum rostratae и Sphagnetum betulo-caricosum. Распространенным типом мезотрофных болот здесь являются небольшие лесные болота, по размеру, местоположению, глубине торфяной залежи и ярусному строению растительных сообществ напоминающие вышеописанные сосново-сфагновые мшары. Их растительность также отличается однообразием — представлена ассоциациями Betuletum caricoso-sphagnosum и Betuleto-pinetum sphagnosum.

IV. Низинные евтрофные болота. Они встречаются повсеместно и не менее часто, чем верховые. В Ветлужском р-не Нижегородской обл. они являются преобладающим по занимаемой площади типом болот, из верховых же встречены только сосново-сфагновые мшары.

Самым распространенным типом низинных болот являются осоковые. Они занимают небольшие ложбины посреди лугов, старицы рек, обширные участки в притеррасной части поймы, рукава стока с болот, формируются в местах подпруживания ручьев и внутрипочвенных линий стока вследствие сооружения насыпи дорожного полотна без водопропускных устройств. Болота, образующиеся на месте стариц, находятся на низинной стадии развития; сфагновый ярус начинает формироваться, но нами не отмечены сообщества, где он был бы мало-мальски сомкнутым и болото переходило бы на мезотрофную стадию развития. Растительность заболачивающихся стариц представлена ассоциациями Caricetum vesicariae, Caricetum acutae, Comareto-Caricetum rostratae. Болота, расположенные в неглубоких ложбинах посреди лугов, тоже чаще всего покрыты сообществами, относящимися к асс. Caricetum vesicariae, реже — к ассоциациям Comareto-Caricetum rostratae и Comareto-Caricetum lasiocarpae. Для болот притеррасной части пойм наиболее распространенными являются асс. Caricetum acutae, а также кустарниковая растительность. Для всех этих болот характерны маломощная торфяная залежь, сильная обводненность, двухъярусное строение растительных сообществ — наличие осокового яруса и яруса болотного разнотравья. Болота, расположенные в рукавах стока, чаще всего заняты березовыми сообществами, но отдельные, наиболее топкие их участки покрыты сообществами, относящимися к ассоциациям Caricetum vesicariae и Caricetum acutae, причем они отличаются большой сомкнутостью и одноярусным строением. Болота, образующиеся в результате подпруживания стока, встречаются повсеместно вдоль шоссейных дорог; на них не успел отложиться слой торфа; они, как правило, невелики по площади и покрыты осоковой или древесно-осоковой растительностью. Среди новообразующихся болот, покрытых осоковой растительностью, бóльшая часть занята асс. Caricetum vesicaria, меньшая — асс. Comareto-Caricetum rostratae, на многих болотах стоит отмерший древостой — остатки некогда бывшего леса. Здесь же встречаются вейниковые и хвощевые сообщества.

Среди болот с древесной и кустарниковой растительностью преобладают березовые болота. Это прежде всего болота, расположенные в ложбинах стока: самыми распространенными здесь являются сообщества ассоциаций Betuletum caricoso-sphagnosum и Betuletum pubescentis-caricosum. Этими же ассоциациями покрыт и ряд новообразующихся из-за подтопления болот на месте березового леса, однако их сообщества носят переходный характер из-за интенсивного засыхания деревьев и образования болот с осоковой растительностью.

Приречные болота и болота, образующиеся в результате подпруживания ручьев, бывают покрыты черноольховыми сообществами асс. Carici elongatae—Alnenum medio europaeum, причем могут быть заняты этими сообществами как целиком, так и частично, где черноольшатники чередуются с кустарниковыми и осоковыми сообществами.

Болота, покрытые кустарниковой растительностью, сообществами асс. Frangulo-Salicetum cinereae, сосредоточены в пойме, где по занимаемой площади они уступают только болотам, покрытым сообществами асс. Caricetum acutae. Кроме того, кустарниковые болота располагаются по периферии черноольховых. Кустарниковые и черноольховые болота встречены в Ветлужском р-не Нижегородской обл.

На основании данных, полученных за время маршрутного исследования, предпринятого в июле 1990 г., нельзя сделать общих выводов о характере болот Костромской обл. в целом, о флористическом и фитоценотическом составе ее болотной растительности. Исследованием охвачена лишь часть Костромской обл., выбранная нами как наиболее насыщенная болотами и наименее нарушенная хозяйственной деятельностью человека. Несмотря на то что болот в Костромской обл. довольно мало, на ее территории работает несколько торфопредприятий, в результате чего существенно уменьшилось число болотных экосистем. Южные районы области, в частности бассейн нижнего течения р. Унжи, оказались вне деятельности этих предприятий. По данным, приведенным в работе «Торфяной фонд Костромской области» (1947) и в статье А. Ф. Черкасова (1979), низинные болота занимают 50 % площади, приходящейся на все болота области, а верховые и переходные болота — по 25 %. Таким образом, этот показатель в Костромской обл. представляет собой нечто среднее между показателями Вологодской и Нижегородской областей. Однако в южной части области в связи с особенностями геологического строения преобладают верховые болота и соотношение между различными типами болот по занимаемой площади напоминает таковое в Дарвинском заповеднике (Денисенков, 1968), но их растительность и ландшафтный облик несколько иные. Грядово-мочажинные комплексы для них не характерны, болот с ГМК мало, они находятся здесь на южной границе своего распространения и если встречаются, то ГМК занимают отнюдь не бóльшую часть их площади. Почти целиком площадь этих болот покрыта сосново-пушицево-кустарничково-сфагновой растительностью, т. е. они подобны описанным А. Д. Смирновой в Горьковской обл. Исследования были запланированы на ряд лет, они должны были охватить остальную часть Костромской обл., территории Ярославской, Кировской областей, восточной части Вологодской обл. и ряда других близлежащих регионов. После завершения этой работы можно было составить подробное районирование болотной растительности этих областей. К сожалению, вполне понятные трудности экономического порядка не позволили осуществить намеченные экспедиции. Изложенные в данной статье материалы являются результатом незавершенных исследований и не позволяют сделать вывод о составе болотной растительности Костромской обл. в целом и провести ее районирование. Тем не менее автор взял на себя смелость опубликовать эти результаты в виде научного сообщения, с надеждой, что в дальнейшем по возможности удастся вернуться к данной работе и завершить ее.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боч М. С., Мазинг В. В. Экосистемы болот СССР. Л., 1979. 187 с.

Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб, 1993. 225 с.

Генкель А. А. Болота Пермской области // Биогеография и краеведение. Пермь, 1974. С. 4—74.

Генкель А. А., Красовский П. М. Материалы по изучению растительности древней террасы р. Камы и ее торфяных болот // Изв. Пермск. биол. н.-иссл. ин-та. 1934. Т. 9. С. 41—58.

Данилова М. М. Болота долины р. Камы // Изв. Естеств.-науч. ин-та при Молотовск. гос. ун-те. 1948. Т. 12. Вып. 6. С. 253—268.

Данилова М. М. Болота юго-западных районов Пермской области // Уч. зап. Пермск. гос. ун-та. 1964. Т. 114. С. 79—91.

Денисенков В. П. Болотная растительность юго-восточной части Дарвинского гос. заповедника // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда, 1968. Вып. 9. С. 43—78.

Кац Н. Я. Растительность южной половины Семеновского уезда // Предварительный отчет о работах Нижегородской геоботанической экспедиции в 1927 г. 1928. Вып. 9. С. 61—67.

Смагин В. А. Болотные сосняки на Северо-Западе РСФСР // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 255—263.

Смирнова А. Д. Торфяные болота // Природа Горьковской области. Горький, 1974. С. 247—265.

Смирнова А. Д. Опыт организации охраны болотных экосистем (на примере Горьковской области) // Болота и болотные ягодники. Горький, 1979. С. 69—73.

Торфяной фонд Костромской области. М., 1947. 12 с.

Черкасов А. Ф. Болота — объект охраны // Природа Костромской области и ее охрана. Ярославль, 1976. С. 55—61.

Юрковская Т. К. Болота // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 300—345.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 1 IV 1994

SUMMARY

The geobotanical studies of mires in the southern part of the Kostroma region and the Vetluga district of the Gorky region was made in July 1990. The largest territories of mires were occupied by large pine sphagnum bogs with communites of Sphagnum magno-pinosum changing at margins by societies of fens or communities of Pinetum sphagnosum. Swamps are frequent in this region, but they occupy small areas.

УДК 581.524.323.8(571.121)

© 1995

О. В. Ребристая, О. В. Хитун, И. В. Чернядьева, М. О. Лейбман

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА КРИОГЕННЫХ ОПОЛЗНЯХ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛ

O. V. REBRISTAYA, O. V. KHITUN, I. V. CHERNYADJEVA, M. O. LEIBMAN. DYNAMICS OF VEGETATION ON THE CRYOGENIC LANDSLIPS IN THE CENTRAL PART OF THE YAMAL PENINSULA

Проведено обследование криогенных оползней скольжения разного возраста в центральной части п-ова Ямал в подзоне северных гипоарктических тундр. Описаны растительные группировки на поверхностях скольжения, на деградирующих телах оползней и в окружающих оползни ненарушенных сообществах. В ходе зарастания пионерные злаковые группировки на более сухих участках поверхности скольжения и хвощево-злаковые группировки в промоинах замещаются устойчивыми ивово(*Salix reptans*)-злаковыми сообществами. Параллельно на разрушающихся остатках тел оползней после деградации исходной растительности формируются аналогичные сообщества. На более старых оползнях разница между растительностью на поверхности скольжения и на остатках тела практически нивелируется и образуется сомкнутая травяно-ивовая группировка с тонким моховым покровом, резко отличающаяся от исходного сообщества.

На п-ове Ямал широкое развитие на высоких геоморфологических уровнях получили процессы солифлюкции, играющие важную роль в денудации Ямальской равнины. В результате этих процессов на склоновых поверхностях, преимущественно в речных депрессиях, периодически возникают криогенные оползни скольжения (КОС). При этом происходит постепенное отторжение водораздельных участков, граничащих с речными долинами, за счет расширения последних. Относительная глубина долин уменьшается, так же как и протяженность водораздельных перешейков. Такие процессы особенно развиты в центральной части п-ова Ямал, наиболее возвышенной и сложенной преимущественно суглинистыми отложениями, — от верховьев р. Тиутей на севере до среднего течения р. Мордыяха (ее правых притоков Лымбадяха, Нерутаяха) на юге. КОС отмечались как севернее (верховья р. Хабейяха, р. Тамбей), так и южнее (реки Хахаяха, Еръяха и др.), однако нигде больше они не достигают таких размеров и частоты встречаемости.

В рельефе долин явственно прослеживаются различные стадии вторичного (после оползания) формирования нанорельефа и зарастания нарушенных участков. Заросли ивняков на огромных пространствах на склонах представляют собой устойчивые сообщества, развившиеся на местах древних оползней. Отмеченные повторные оползания некоторых участков позволяют говорить о некой повторяемости, возможной цикличности этих процессов.

Для выявления цикличности в развитии криогенного оползания и определения возраста нарушенных поверхностей по почвенным, ботаническим и другим признакам, выявления динамических процессов, происходящих на поверхностях, и, как результат, для последующего прогнозирования временнóй и пространственной активизации процессов криогенного оползания в 1991 г. были начаты комплексные исследования КОС, включающие в себя геокриологические, гидрологические, почвенные и геоботанические наблюдения.

КОС — это разновидность оползней, поверхностью скольжения для которых служит подошва слоя сезонного протаивания. Они имеют ряд особенностей: 1) изменение из года в год конфигурации поверхности скольжения; 2) зависимость физико-механических свойств оползающих пород от льдистости и криогенного строения оттаивающих пород, а значит, от климатических факторов не только текущего, но и предыдущего года. При описании оползней мы использовали следующие термины: стенка отрыва — уступ ненарушенного массива, образовавшийся после смещения оползня; поверхность скольжения (ПС) — обнажившаяся порода, по которой происходило скольжение; тело оползня (ТО) — смещенные в результате оползания породы с почвенно-растительным покровом; блок — фрагмент тела оползня; подошва оползня — часть оползневых масс, залегающих на склоне ниже поверхности скольжения; фронтальный вал — поперечная складка на нижней по склону границе оползневого тела (Оползни..., 1981; Петров, 1987, 1988).

Наблюдения за КОС проводятся на стационаре Проектного научно-исследовательского института сооружений (ПНИИС) «Васькины дачи» в междуречье рек Мордыяха и Сеяха, в окр. оз. Нгаранато, к юго-востоку от газоконденсатного месторождения Бованенковское (около 70°15′ с. ш., 68°57′ в. д.) в подзоне северных гипоарктических тундр. В растительном покрове на водораздельных участках преобладают бугорковатые ерничково-кустарничково-осоково-моховые тундры, плоские слабо дренированные или недренированные участки заняты плоско-полигональными тундрово-болотными комплексами, склоны депрессий покрыты ивняками из *Salix glauca*,[1] *S. lanata*, а выпуклые участки — бугорковыми ерниковыми тундрами. В августе 1989 г. произошло массовое образование КОС, причем их размеры, морфология и ход оползания были различными. В районе также отмечены КОС более раннего периода — 10—20-летние. Тщательные наблюдения позволяют отличить современные оползни от старых и древних оползней, прошедших период стабилизации, характеризующихся разной степенью сохранности морфологических признаков и разными стадиями восстановления растительности и почвы. Нами было детально изучено 10 оползней разного возраста.

В настоящей статье рассматривается видовой состав растительности на 4 разновозрастных оползнях и в окружающих сообществах.

Как правило, при изучении КОС основное внимание уделялось поверхностям скольжения. Однако важное значение имеют также изучение растительности на блоках тел оползней, выявление стадий деградации растительности и последующего ее восстановления на другой флористической основе. Полученные данные являются отправным пунктом для многолетних наблюдений над динамическими процессами на криогенных оползнях скольжения.

Образование оползня № 1 наблюдалось одним из авторов 15 августа 1989 г. Оползень расположен на склоне северо-восточной экспозиции в озерную котловину крутизной до 3°. ПС сложена глиной. Породы сезонно-талого слоя на месте схода оползня изменялись от песчано-супесчаных с прослоями торфа вверху до супесчано-суглинистых и глинистых внизу. Амплитуда движения оползня (от верхней стенки отрыва до подножия фронтального вала) составляет 180 м, из них длина ПС — 120 м, ширина оползня — около 50 м. Оползень расположен на одной из полос стока с асимметричными бортами. Высокий левый борт (стенка отрыва достигает 2—2.5 м выс.) является склоном песчаной гряды — наиболее выпуклой части склона в поперечном профиле, занятой пятнистой бугорково-трещиноватой кустарничково (*Salix nummularia*)-осоково (*Carex arctisibirica*)-лишайниковой тундрой (табл. 1, ЕФ₁). Голые пятна на буграх занимают 5 %, а пятна, заросшие

---

[1] Названия сосудистых растений приведены по «Арктической флоре СССР» (1961—1987) с учетом приоритетных названий (Черепанов, 1981), а листостебельных мхов — по работам М. С. Игнатова, О. М. Афониной (1992) и R. Ireland с соавт. (1987).

ТАБЛИЦА 1

Описания растительных группировок на молодых оползнях и в окружающем их естественном фоне

Группы и виды растений	Оползень № 1					Оползень № 2			
	типы поверхностей								
	ЕФ1	ЕФ2	ЕФ3	ДТ	ПС	ЕФ	ДТ	ФВ	ПС
ОПП	90	100	100	90	1	100	70(55)	50	5(10)
Обнаженный грунт	10	–	–	10	99	–	30(45)	50	95(90)
Ветошь	10	20	10	15	–	10	20	30	–
Кустарники и кустарнички	40	25	45	–	–	40	15(10)	+	–
Травы	20	45	40	50	1	35	30(25)	30	3(5)
Мхи	40	50	60	45	+	90	20	+	2(10)
Лишайники	20	3	7	+	–	+	10(15)	–	–
Сосудистые растения									
Equisetum arvense subsp. *boreale*	2	–	–	5	+	+	5(10)	5	+(2)
Alopecurus alpinus	–	1	1	10	+	–	+	+	–
Arctagrostis latifolia	–	–	+	3	–	–	–	–	–
Calamagrostis neglecta	2	–	–	+	+	–	–	–	–
C. holmii	–	5	10	10	–	–	–	–	–
Deschampsia borealis	–	–	–	–	+	–	–	–	+
Trisetum spicatum	–	–	–	–	+	–	–	–	–
Poa alpigena subsp. *alpigena*	5	–	–	5	+	2	3	–	–
P. alpigena subsp. *colpodea*	–	–	–	–	+	–	15	20	1(3)
P. arctica	1	2	–	+	–	3	1	–	–
Phippsia concinna	–	–	–	–	–	–	–	+	–(un)
Puccinellia sibirica	–	–	–	–	+	–	–	–	–
Festuca ovina	1	1	–	–	+	+	+	–	–(un)
F. rubra subsp. *arctica*	+	–	–	–	+	–	2	–	–
Eriophorum polystachion	–	40	–	5	+	25	5	–	–(un)
Carex arctisibirica	10	–	30	10	+	–	–	–	–

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Группы и виды растений	Оползень № 1					Оползень № 2			
	типы поверхностей								
	ЕФ$_1$	ЕФ$_2$	ЕФ$_3$	ДТ	ПС	ЕФ	ДТ	ФВ	ПС
Carex concolor	–	–	–	–	–	–	2	–	–
Luzula confusa	+	–	–	+	+	+	+	–	–
Salix glauca	5	5	15	+	–	40	15(10)	+	–
S. lanata	–	+	–	+	–	3	–	–	–
S. nummularia	40	1	+	+	+	–	–	–	–
S. polaris	–	7	8	+	–	2	5	–	–
Betula nana	+	8	20	+	–	5	–	–	–
Rumex arcticus	–	–	–	–	–	+	+	–	–
Polygonum viviparum	–	+	2	+	+	5	3(1)	10	–
Stellaria pedunculatis	+	–	–	+	+	1	1(+)	–	–(un)
Ranunculus borealis	–	–	–	–	+	+	1	1	–(un)
R. lapponicus	–	–	–	–	–	+	+	–	–
Cardamine pratensis	–	–	–	–	–	–	–	–	–(un)
Draba hirta	–	–	–	–	+	–	–	–	–
Chrysosplenium alternifolium	–	–	–	–	–	–	+	–	–(un)
Rubus arcticus	–	–	–	–	–	1	2	–	–
R. chamaemorus	–	–	–	–	–	1	–	–	–
Pyrola grandiflora	–	–	+	+	–	+	+	–	–
Vaccinium vitis-idaea subsp. *minus*	–	2	5	+	–	–	–	–	–
V. uliginosum subsp. *microphyllum*	–	–	+	–	–	–	–	–	–
Polemonium acutiflorum	–	–	–	–	–	1	1(+)	+	–
Myosotis asiatica	–	–	–	+	+	+	–	–	–
Pedicularis hirsuta	–	1	+	–	–	–	–	–	–
P. lapponica	–	+	+	–	–	–	–	–	–
P. sudetica subsp. *interioroides*	–	+	+	+	–	–	–	–	–

Valeriana capitata	+	–	–	+	+	+	+	–	–
Tanacetum bipinnatum	–	–	–	–	+	–	–	–	–
Tripleurospermum hookeri	–	–	–	–	+	–	–	–	–
Artemisia tilesii	–	–	–	–	+	–	+	–	+(1)
Petasites frigidus	–	1	–	+	–	+	2(1)	+	–(un)
Senecio atropurpureus	+	–	–	–	–	–	–	–	–
S. congestus	–	–	–	–	+	–	–	–	–(un)
Мохообразные									
Печеночные мхи	–	+	–	+	+	+	+	–	–
Aulacomnium turgidum	1	5	10	–	+	5	+	–	+(2)
A. palustre	–	–	+	–	–	15	3	–	–
Bartramia ithyphylla	+	–	–	–	+	–	–	–	–
Brachythecium mildeanum	–	–	–	–	–	–	+	–	+
Bryum teres	+	+	–	+	+	–	+	+	+
Bryoerythrophyllum recurvirostre	–	–	–	–	+	–	–	–	–
Ceratodon purpureus	–	–	–	–	+	–	+	–	+
Conostomum tetragonum	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Desmatodon heimii var. *arctica*	–	–	–	–	+	–	–	–	–
Dicranella crispa	–	–	–	–	+	–	+	–	+
D. schreberiana	–	–	–	–	+	–	–	–	–
D. subulata	–	–	–	–	+	–	–	–	–
Dicranum elongatum	5	20	30	+	–	–	–	–	–
Drepanocladus uncinatus	3	3	–	–	–	10	5	–	+(2)
Eurhynchium pulchellum	–	–	–	–	+	–	–	–	–
Funaria hygrometrica	–	–	–	–	+	–	–	–	+(2)
Hypnum pratense	–	–	–	–	–	+	+	–	–
Isopterygium pulchellum	–	–	–	–	–	+	+	–	–
Hylocomium splendens	5	10	10	+	+	30	5	+	+

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Группы и виды растений	Оползень № 1					Оползень № 2			
	типы поверхностей								
	ЕФ$_1$	ЕФ$_2$	ЕФ$_3$	ДТ	ПС	ЕФ	ДТ	ФВ	ПС
Leptobryum pyriforme	–	–	–	–	+	–	–	–	+
Oncophorus wahlenbergii	–	5	7	–	–	+	–	–	–
Plagiomnium ellipticum	–	–	–	–	–	–	–	–	+
P. medium subsp. *curvatulum*	–	–	–	–	–	+	+	–	–
Plagiothecium denticulatum	–	–	–	–	–	+	–	–	–
Pleurozium schreberi	+	–	–	–	–	+	+	–	–
Pogonatum dentatum	+	–	–	–	+	–	–	–	–
Pohlia andrewsii	–	–	–	–	+	–	–	–	–
P. cruda	–	–	–	–	+	+	–	–	–
P. drummondii	–	–	–	–	+	–	–	–	–
P. nutans	+	+	–	–	–	–	–	–	–
P. proligera	–	–	–	–	+	–	+	+	+
Polytrichastrum alpinum	+	–	–	–	–	–	+	–	–
Polytrichum juniperinum	+	1	–	–	+	+	+	–	+
P. piliferum	+	–	–	–	–	–	–	–	–
P. strictum	–	5	5	–	–	+	–	–	–
P. hyperboreum	20	–	–	–	–	–	–	–	–
Psilopilum laevigatum	–	–	–	–	+	–	–	–	–(+)
Racomitrium lanuginosum	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Saelania glaucescens	–	–	–	–	+	–	–	–	–
Tomentypnum nitens	–	+	5	–	–	5	+	–	+
Tortula ruralis	–	–	–	–	+	–	–	–	–

Примечание. ЕФ — естественный фон; ДТ — крупные деградирующие блоки тела оползня; ПС — поверхность скольжения; ФВ — фронтальный вал. Проективное покрытие (ПП), %, приведено на основании описаний 1991 г.; в скобках указано изменение ПП в 1993 г. «+» — присутствие вида в числе единичных особей; «un» — единственная особь растения.

пленкой накипных лишайников и печеночным мхом *Gymnomitrium* sp., — 10 %. Правый борт представляет собой сниженную часть склона, покрытую хорошо задернованной, мелкобугорковой ерничково-ивнячково-осоково-моховой тундрой (табл. 1, ЕФ$_3$), а в сохранившейся части полосы стока — ивнячково-пушицево-моховой, слегка заболоченной тундрой (табл. 1, ЕФ$_2$). ТО при движении разбилось на несколько крупных и множество мелких блоков. После схода оползня осенью 1989 и летом 1990 гг. вдоль верхней и левой стенок отрыва обрушились мелкие блоки, так что его изначальная конфигурация несколько изменилась.

Процесс зарастания этого оползня находится в инициальной стадии. Бóльшая часть появившихся на ПС (табл. 1, ПС) проростков локализуется в узкой полосе (до 1 м шир.) вдоль подошвы стенок отрыва, где отмечается наибольшая влажность, а также среди скопления мелких блоков ТО в краевых частях оползня. За 3 года наблюдений (с 1991 по 1993 г.) отмечаются активизация зарастания этих участков (особенно вдоль левого высокого борта), увеличение размеров кочек и куртинок, увеличение числа цветущих растений и особей с хорошей жизненностью. Однако продвижения растений из этой узкой полосы в центральную выпуклую, пересыхающую и такырообразно растрескивающуюся часть оползня не наблюдается, она по-прежнему остается лишенной всякой растительности.

Бóльшая часть видов, отмеченных на обнаженной ПС растет в окружающих ее тундровых ценозах, но играет в них подчиненную роль. На благоприятном для поселения участке оползня эти виды начинают разрастаться. Так, *Equisetum arvense* subsp. *boreale* на небольших участках (до 1—2 м^2) образует сплошной покров (до 80 % проективного покрытия). Часть мелких блоков ТО быстро размывается и по высоте практически сливается с ПС, сохраняя при этом обогащенность органикой и становясь островками натурализации тундровых видов на оползне. Особенно хорошо себя чувствуют злаки из исходного сообщества (*Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis latifolia*, *Festuca ovina*, *Calamagrostis neglecta*, *Poa alpigena* subsp. *alpigena*). Реже на этих фрагментах сохраняются другие тундровые травы (*Stellaria peduncularis*, *Luzula confusa*, *Ranunculus borealis*, *Carex arctisibirica*, *Myosotis asiatica*, *Valeriana capitata*). Кустарники и кустарнички (*Betula nana*, *Salix glauca*, *Vaccinium vitis-idaea* и т. д.) гибнут.

Часть видов, отмеченных на ПС — типичные ценофобы, отсутствующие в ненарушенной тундре, среди них наиболее активно расселяющийся *Deschampsia borealis*, а также *Puccinellia sibirica*, *Draba hirta*, *Artemisia tilesii*, *Tanacetum bipinnatum*, *Tripleurospermum hookeri*, *Senecio congestus*. Ромашка и крестовник в виде единичных, хорошо развитых цветущих особей проникают в центр поверхности скольжения, но не закрепляются на ней, а появляются то в одном, то в другом месте.

На наиболее крупных блоках ТО сохраняются тундровые сообщества (табл. 1, ДТ), но в них появляются признаки деградации. Кустарнички угнетены, отмирает моховая дернина тундрового комплекса, вместо них разрастается хвощ и появляются виды мхов, характерные для нарушенных местообитаний (*Bryum* sp., *Ceratodon purpureus*, *Eurynchium pulchellum*, *Tortula ruralis*). По контуру этих блоков на ПС узкой полосой прорастают мхи (от стадии первичной протонемы в 1991 г. до спороносящих особей в 1993 г.). Присутствуют как пионерные мхи (*Bryum* sp., *Ceratodon purpureus*, *Dicranella crispa*, *Desmatodon heimii* var. *arctica*, *Leptobryum piriforme*), так и типичные тундровые виды (*Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum juniperinum*, *Ptilidium ciliare*). Вдоль низкого правого борта, где в 1991 г. отмечалась протонема, в 1993 г. также были идентифицированы пионерные мхи. Помимо вышеперечисленных видов встречены *Funaria hygrometrica*, *Distichium capillaceum*, *Pohlia andrewsii*, *Pohlia proligera*.

Зарастание оползня идет чрезвычайно медленно. За 4 года, прошедших с момента его образования, 99 % ПС по-прежнему не заселено растениями. Некоторая активизация зарастания в 1993 г. объясняется, на наш взгляд, благоприятными погодными условиями этого года (теплая ранняя весна, теплое с редкими дождями лето).

Оползень № 2 образовался, по наблюдениям одного из авторов, в период с 15 по 20 августа 1989 г. На ненарушенных участках в краевой части увала развит бугорковато-западинковый пушицево-хилокомиевый низкий ивняк (*Salix glauca*), до 40 см выс., с хорошо развитым моховым покровом и общим проективным покрытием (ОПП) 100 % (табл. 1, ЕФ). Оползень сошел с пологого склона в долину ручья крутизной до 3°, восточно-юго-восточной экспозиции, сложенного с поверхности суглинком и глиной. Сезонно-талый слой подстилается глиной. В нижней по склону части ПС глина в настоящее время замыта суглинком и песком мощностью 5—10 см. Длина оползня — 20 м, из них 8 м — оголенная поверхность. Высота верхней стенки отрыва — около 1 м. Ширина оползня — 35 м.

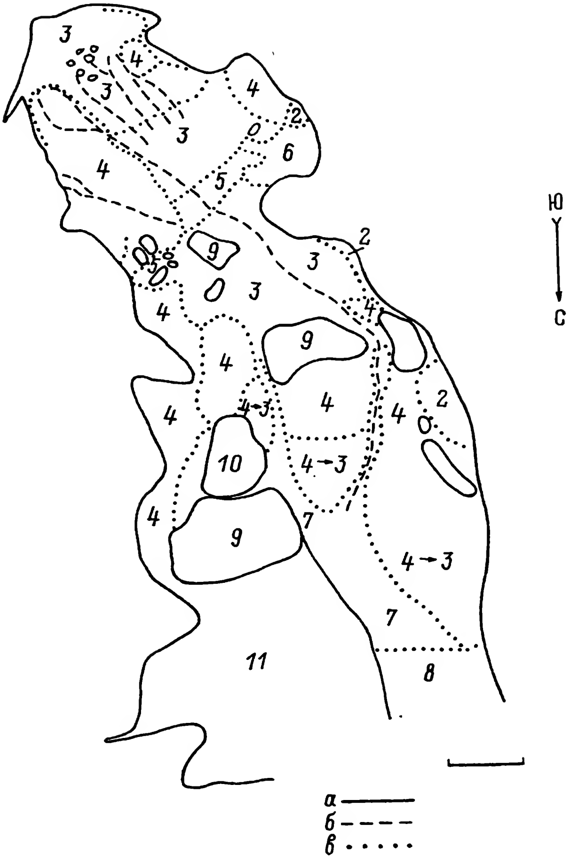
Зарастание ПС находится в инициальной стадии. Однако по сравнению с оползнем № 1 здесь значительно меньше площадь обнаженной поверхности, а проективное покрытие растений, несмотря на их малое обилие, выше. ОПП живых растений достигает 10 %. Проростки сосудистых растений (преимущественно хвоща и мятлика), мхов тундрового комплекса (произрастающих узкой полосой по контуру оползня) и пионерных мхов в основном отмечаются на наиболее сыром, несколько вогнутом участке ПС, расположенном под верхней стенкой отрыва (табл. 1, ПС). В ходе наблюдений 1992 г., и особенно 1993 г., отмечалась активизация зарастания пионерными мхами. Их проективное покрытие (ПП) возросло с 2 % в 1991 г. до 10 % в 1993 г., что, если учесть их малые размеры, очень существенно.

Обширный блок ТО (табл. 1, ДТ), местами разбитый трещинами, размывается и разрушается, при этом его верхний край практически сливается с ПС. На нем происходит деградация исходного сообщества. У верхней границы тела (где больше влажность) разрастается *Eriophorum polystrachion*, а ниже по склону — *Poa alpigena*; сообщество трансформируется в разреженную ивково-злаковую группировку с большим участием на деградирующих бугорках накипных лишайников и первичных слоевищ. Кроме того, обильны *Cetraria islandica*, *Cladonia chlorophea*, *C. pleurota*, *Peltigera aphthosa*, *Stereocaulon* sp. На блоке участки тундровой растительности сохраняются отдельными маленькими фрагментами, а участки обнаженной поверхности между ними размываются, увеличиваются в размерах и на них начинают разрастаться хвощ и пионерные мхи. Мхи тундрового комплекса отмирают, их дернины пересыхают. Старые кустики *Salix glauca*, получившие механические повреждения при сходе оползня, отмирают, но отмечается активное вегетативное возобновление.

На сильно пересыхающей поверхности фронтального вала (табл. 1, ФВ) участки оползшей тундры практически полностью деградировали и сохранились лишь единичные ивы. Этот участок зарастает злаками. Мохового и лишайникового покрова нет, в 1993 г. было отмечено появление единичных особей пионерных мхов. В 1992 и 1993 гг. отмечалось разрастание злаков, но, так как на этом участке вегетация начинается поздно из-за нивального режима, в августе при ОПП около 70 % ПП ветоши составляет до 40 %.

Оползень № 3 расположен на северо-северо-западном склоне крутизной до 5°. В поперечном профиле склон изначально имел плоско-выпуклую поверхность со слабо выраженными полосами стока. Исходная растительность на выпуклых участках склона представлена ивково(*Salix nummularia*)-ерниково-мохово-лишайниковой тундрой, которая сменяется в полосах стока зарослями *Salix glauca* (до 40 см выс.) и осоково-пушицево-моховыми тундрами. Породы сезонно-талого слоя состоят из супеси склонового генезиса, подстилающие породы — из глины. Амплитуда движения оползня — около 150 м, длина поверхности скольжения — 120 м. Время образования оползня точно не известно, но, судя по имеющимся аэрофотоматериалам разных лет (и используя метеоданные), можно предположить, что он сошел до 1985 г., вероятнее всего, в 1980 г.

Оползень занял одну из слабо выраженных полос стока с практически симметричными бортами. В прибортовых частях на ПС сформировались супесчано-пес-



План оползня № 3.

а — граница оползня и блоков тела оползня; *б* — промоина; *в* — границы выделенных зон. Арабские цифры — нумерация зон. Масштабная линейка — 10 м.

чаные шлейфы поверх глин. ТО разбито на отдельные блоки с деградирующими исходными растительными сообществами. Вдоль всей стенки отрыва обрушиваются мелкие блоки, с которых на ПС оползня проникают некоторые тундровые злаки. На ПС сформировалась эрозионная промоина, приуроченная к тальвегу. Наибольшая увлажненность поверхности характерна для участков скопления намытых растительных остатков и вдоль подошвы стенки отрыва, наиболее низкая влажность наблюдается на выпуклой ПС между шлейфом и промоиной, а также на деградирующих остатках ТО на фронтальном валу.

Поверхность скольжения оползня № 3 хорошо заросла злаками и ромашкой. В зависимости от преобладающих видов растений мы выделили на ней несколько зон (см. рисунок; табл. 2). Эти зоны мы объединили в четыре группы в зависимости от особенностей занимаемого ими субстрата.

В группу I включена ПС у подошвы стенки отрыва с повышенной влажностью и обогащением минерального субстрата за счет подтока гумуса с ненарушенного участка (зона *1*, на рисунке и в табл. 2 не указана). Эта зона узкой полосой (до 1 м шир.) протянулась по контуру всего оползня. Здесь отмечены первичная протонема мхов в виде тонкой поверхностной пленочки, проростки и сильно разреженные дернинки пионерных мхов (*Ditrichum cylindricum*, *Desmatodon heimii* var. *arctica*, *Dicranella crispa*), а также единичные экземпляры печеночников тундрового комплекса. В период наблюдений отмечались разрастание первичной протонемы, увеличение количества проростков (предположительно сем. *Bryaceae*) и пионерных мхов с 7 до 25 % ПП. Обилие тундровых печеночников осталось без изменений. В 1991 г. сосудистые растения отсутствовали, в 1993 г. появились единичные побеги корневищных трав (*Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Poa alpigena*, *Festuca rubra* subsp. *arctica*, *Eriophorum polystachion*).

Группа II, наиболее обширная по занимаемой площади, объединяет зоны *2—4*, *7*, *8*, расположенные на лишенной остатков тундровой дернины ПС.

На достаточно увлажненной глинистой с супесчаными наносами поверхности на отдельных наклонных участках вдоль левого борта развиты щучковые группировки (зона *2*). *Deschampsia borealis* образует кочки до 40 см выс. и до 20 см в диам. Значительно участие мхов пионерного комплекса. С 1991 по 1993 г. отмечалось разрастание злаков и мхов, наиболее значительно увеличилось ПП последних в 1993 г. и составило на отдельных участках 20 %. ОПП увеличилось с 30 до 50 %.

Глинистые слабонаклонные участки в центральной части ПС заняты злаковой группировкой с доминированием *Puccinellia sibirica*, образующей хорошо развитые кочки до 20 см в диам. (зона *3*). Мхи здесь практически отсутствуют. С 1991 по 1993 г. ОПП мало изменилось (с 40 до 45 %), увеличился размер отдельных кочек бескильницы (до 30—40 см в диам.). В этой зоне отмечено большое количество ветоши (ПП 20 %).

К наиболее сухим выпукло-наклонным участкам на супесчано-песчаных шлейфах в краевых и нижних частях оползня приурочены группировки с большой долей участия *Tripleurospermum hookeri* (зона *4*). В 1991 г. на этих участках аспектировала ромашка (ПП 30 %), меньшую роль играл вид *Puccinellia sibirica* (ПП 20 %). Отмечалось массовое семенное возобновление обоих видов. В 1992 г. наблюдались разрастание *P. sibirica* и уменьшение роли *Tripleurospermum hookeri*. Эта тенденция усилилась в 1993 г., и соотношение обоих видов практически сравнялось (ПП примерно по 30—35 %). На участках этой зоны в нижних частях оползня произошли разрастание *Puccinellia sibirica* (ПП до 50—70 %) и сокращение *Tripleurospermum hookeri* (ПП до 5 %); эти участки трансформировались в зону *3* (на рисунке указаны стрелкой). Моховой покров играет незначительную роль и за 3 года существенных изменений не претерпел.

По днищу глубокой и широкой промоины в условиях сильного увлажнения и постоянной водной эрозии растительность наиболее разрежена (зона *7*). Отмечены поросль *Puccinellia sibirica*, *Tripleurospermum hookeri* и отдельные крупные кочки *Deschampsia borealis*. Мхи отсутствуют. По-видимому, весенние воды не дают им возможности закрепиться. Изменения ОПП за время наблюдений не произошло. В расширении промоины у подошвы оползня по обнаженному мелкозему интенсивно разрастается хвощ (зона *8*). С 1991 по 1993 г. его ПП увеличилось с 40 до 70 %. Несколько увеличилось количество *Dupontia fisheri*. Мхи здесь также отсутствуют.

В группу III мы включили участки ПС с сильно размытыми, почти слившимися по высоте с поверхностью скольжения мелкими блоками тела с остатками тундровой дернины (зоны *5*, *6*).

Зона *5* протянулась небольшой полосой (около 5 м шир.) на слабовогнутом участке в центральной части оползня. Здесь на остатках тела в небольшом количестве сохранились тундровые виды, характеризующиеся слабой жизненностью (*Betula nana*, *Salix polaris*, *Carex arctisibirica*), а также злаки *Arctagrostis latifolia* и *Calamagrostis neglecta* с хорошей жизненностью, имеющие крупные, хорошо развитые соломины. Наиболее активно разрастается, выходя на поверхность скольжения и натурализуясь там, *Alopecurus alpinus*. За период наблюдений его ПП в этой зоне увеличилось с 15 до 30 %, его жизненность на оползне по сравнению с жизненностью экземпляров из ненарушенной тундры улучшилась. Местами на размытых остатках блоков отмечены разрастание хвоща и появление проростков *Tripleurospermum hookeri*, а на ПС между блоками отмечены *Deschampsia borealis*,

ТАБЛИЦА 2

Описания пионерных растительных группировок на молодом оползне № 3

Группы и виды растений	Типы поверхностей									
	поверхность скольжения					поверхность скольжения с размытыми блоками		деградирующие блоки тела		
	зоны оползня									
	2	*3*	*4*	*7*	*8*	*5*	*6*	*9*	*10*	*11*
ОПП	30(50)	40(45)	50(70)	10	50(70)	40(60)	60(75)	75(80)	70	60
Травы	25(35)	35(40)	40(70)	10	50(70)	30(50)	40(55)	25(30)	35	20
Мхи	10(20)	+(5)	5	–	–	+	10	40	30	4(5)
Ветошь	10	20	10	–	–	15	35	10	30	50
Сосудистые растения										
Equisetum arvense subsp. *boreale*	+(2)	–	–	–	40(70)	3(7)	1(10)	+(3)	3(5)	+(1)
Alopecurus alpinus	+	2	+	–	+	15(30)	+	1(3)	1	+
Arctagrostis latifolia	–	–	–	–	–	+	–	–	+(1)	+
Calamagrostis langsdorffii	–	–	–	–	–	–(un)	–	–	–	–
C. neglecta	–(2)	–	–	–	5	5	+	5(7)	3(5)	–
Trisetum spicatum	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Poa alpigena subsp. *alpigena*	1(3)	1	+	–	+	+	–	2	2	+(1)
P. arctica	–	–	–	–	–	–	–	2(5)	2	–
Deschampsia borealis	15(20)	3	+	2	–	3(10)	–	1	–	15(13)
Puccinellia sibirica	5(8)	35(40)	15(40)	5	–	3(8)	–	–	–	–
Phippsia concinna	–	+	–	–	–	–	–	–	–	+
Festuca ovina	–	–	–	–	–	–	–	–(un)	2	+(5)
F. rubra subsp. *arctica*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Dupontia fisheri	–	–	–	–	3(5)	–	–	–	–	–
Eriophorum polystachion	+	–	–	–	+	–	40(50)	15	–	–
E. scheuchzeri	–	–	–	un	+	–	un	–	–	–

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Группы и виды растений	Типы поверхностей									
	поверхность скольжения					поверхность скольжения с размытыми блоками		деградирующие блоки тела		
	зоны оползня									
	2	*3*	*4*	*7*	*8*	*5*	*6*	*9*	*10*	*11*
Carex arctisibirica	–	–	–	–	–	5	–	–	30	–
C. concolor	–	–	–	–	+	–	+	15	–	+
Luzula confusa	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+
Juncus castaneus	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
Salix lanata	–	–	–	–	+	–	–	10	+	–
S. glauca	–	–	–	–	+	3	+	+	–	15
S. nummularia	–	–	–	–	–	–	–	+	10	+
S. polaris	–	–	–	–	–	3	+	5	+	–
S. reptans	–	–	–	–	–	–	–	5	+	–
Betula nana	–	–	–	–	–	+	+	1	+	+
Polygonum viviparum	–	–	–	–	+	+	–	2	+	+
Stellaria peduncularis	–	–	–	–	–	+	un	–	+(1)	–
Ranunculus borealis	–	–	–	–	–	–	–	un	–	un
R. hyperboreus	–	–	–	un	–	–	un	–	–	–
Dryas octopetala	–	–	–	–	–	–	–	un	+	–
Astragalus subpolaris	–	–	–	–	–	un	–	un	un	un
Saxifraga cernua	–	–	–	–	–	–	–	–(+)	–	–
Pyrola grandiflora	–	–	–	–	–	–	un	3	–	+
Vaccinium vitis-idaea subsp. *minus*	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
V. uliginosum	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
Pedicularis hirsuta	–	–	–	–	–	–	–	+	+	un
P. sudetica subsp. *interioroides*	–	–	–	–	–	–	+	–	–	+

Myosotis asiatica	–	–	–	–	–	+	–	+	–	–
Valeriana capitata	–	–	–	–	–	+	–	+	+	–
Senecio atropurpureus	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
S. congestus	–	–	–	–	–(un)	–	–	–	–	–
Tripleurospermum hookeri	+	5(7)	25(30)	2(3)	5	3	1(2)	–(+)	–(un)	–
Мохообразные										
Первичная протонема	+	+	–	–	–	–	+	–	–	–
Aulacomnium turgidum	–	–	–	–	–	–	–	10	10	+
Bartramia ithyphylla	–	–	–	–	–	–	–	+	–	+
Brachythecium turgidum	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Bryum sp	+	+	1	–	–	+	+	+	–	+
B. teres	1	+	+	–	–	–	–	–	–	–
Calliergon cordifolium	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
Campylium zemliae	–	–	–	–	–	–	–	+	–	+
Ceratodon purpureus	2	–(2)	–	–	–	–	–	1	–	–
Conostomum tetragonum	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
Desmatodon heimii var. *arctica*	+(3)	–(2)	–	–	–	–	–	–	–	+(1)
Dicranella crispa	2	–	–	–	–	–	+(1)	+(1)	+	+(1)
D. grevilleana	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
D. rufescens	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
D. schreberiana	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
Dicranum elongatum	–	–	–	–	–	–	–	5	7	–
Distichium capillaceum	–(+)	–	–	–	–	–	–	+	–	–
Ditrichum cylindricum	1	–	–	–	–	+	+(1)	1	–	–
Drepanocladus exannulatus	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
D. uncinatus	+	–	–	–	–	–	5	3	3	1
Fissidens bryoides	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
Funaria hygrometrica	1(3)	–	2	–	–	+	–	–	–	–
Hylocomium splendens	–	–	–	–	–	–	–	10	5	–
Isopterigium pulchellum	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Leptobryum pyriforme	1	–(1)	+	–	–	–	+	+	–	+(1)

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Группы и виды растений	Типы поверхностей									
	поверхность скольжения					поверхность скольжения с размытыми блоками		деградирующие блоки тела		
	зоны оползня									
	2	*3*	*4*	*7*	*8*	*5*	*6*	*9*	*10*	*11*
Plagiomnium medium var. *curvatulum*	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–
Pleurozium schreberi	–	–	–	–	–	–	–	5	–	1
Pogonatum dentatum	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
Pohlia andrewsii	3(5)	–	–	–	–	+	–	+(1)	–	–
P. atropurpurea	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
P. cruda	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
P. nutans	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
Polytrichum hyperboreum	–	–	–	–	–	–	–	1	+	–
P. juniperinum	–	–	–	–	–	–	–	3	3	+
Psilopilum cavifolium	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
P. laevigatum	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
Racomitrion lanuginosum	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–
Tomentypnum nitens	–	–	–	–	–	–	5	5	–	1
Печеночные мхи	–	+	–	–	–	–	–	+	+	+

Примечание. Проективное покрытие, %, приведено на основании описаний 1991 г.; в скобках указано изменение ПП в 1993 г. «+» — присутствие вида в числе нескольких особей; «un» — единственная особь растения.

Puccinellia sibirica. В 1993 г. появился также экземпляр *Calamagrostis langsdorffii*. Мхи в этой зоне практически отсутствуют.

Зона *6* расположена в понижении у левого борта, где происходит оседание блоков с ивково-пушицевой тундрой из полосы стока на склоне. Блоки размываются, и *Eriophorum polystachion* разрастается в широкой водоточной мочажине, образовавшейся из-за вытаивания мерзлоты в стенке отрыва. На остатках блоков очень много ветоши (до 70 %), сохраняются некоторые мхи тундрового комплекса (*Drepanocladus uncinatus*, *Tomentypnum nitens*), начинают отрастать и натурализоваться в промоине отдельные кустики *Betula nana*. На обнаженной поверхности местами разрастается хвощ и поселяются пионерные мхи *Dicranella crispa*, *Ditrichum cylindricum*. Отмечается тенденция к разрастанию пушицы и расширению этой переувлажненной зоны по промоине к центру оползня.

К IV группе мы отнесли крупные блоки тела с сохранившимися на них тундровыми сообществами разной степени деградации и трансформации (зоны *9—11*).

Зона *9* *представлена крупными блоками тела в центральной и нижней частях оползня с сохранившейся ивково(Salix glauca)*-пушицево-моховой тундрой. За 3 года наблюдений отмечено небольшое увеличение количества злаков и хвоща. Происходит отмирание отдельных частей нарушенной моховой дернины, однако на некоторых участках дернины наблюдаются молодые отрастания. Глубокие трещины расчленяют блоки на фрагменты. На обнаженном субстрате трещин отмечено появление *Deschampsia borealis*, *Tripleurospermum hookeri*, *Saxifraga cernua* и пионерных мхов.

Зона *10* выделена в подошвенной части оползня на крупном блоке ТО, который ополз с выпуклой части склона. Исходное сообщество представляет собой ивково(*Salix nummularia*)-злаково-осоково-лишайниково-моховую тундру. В слабо измененном виде оно сохранилось на оползшем блоке. Частичная деградация наблюдается только в моховом покрове. Этот блок также разбит глубокими трещинами, в которых за период наблюдений отмечено разрастание хвоща. На поверхности блоков по сравнению с исходным сообществом увеличивается обилие злаков и звездчатки. ОПП практически не изменилось.

На крупных блоках ТО обнаруживается тенденция к увеличению размера трещин, разбивающих их на части, и превращению поверхности блока в систему отдельных глыбок; последние будут постепенно размываться и сравниваться по высоте с трещинами (т. е. с ПС). На них сохраняются или закрепляются кустики ивы, а в трещинах разрастаются дерновинки щучки. Подобное трансформированное сообщество описано на сильно деформированном блоке тела на фронтальном вале (зона *11*). Пересохшая глыбисто-трещиноватая суглинистая поверхность этого блока занята ивово(*Salix glauca*)-щучковой группировкой. ОПП около 75 %, но из них ветошь и отмершая моховая дернина составляют 50 %. Отмершая дернина состоит из мхов тундрового комплекса (*Aulacomnium turgidum*, *Pleurozium schreberi*, *Tomentypnum nitens*) и придает этому участку темный аспект. Живые мхи распространены в основном по трещинам, где за 3 года наблюдалось незначительное увеличение количества пионерных видов. Набор сосудистых растений в этой группировке очень беден, в 1993 г. отмечено некоторое увеличение обилия *Festuca ovina*, *Equisetum arvense*, *Poa alpigena* при сохранении ведущей роли *Deschampsia borealis*.

Старый, полностью заросший оползень № 4 расположен на пологом (крутизной 3°) западной экспозиции склоне в долину речки. Поверхностные отложения (до 60—90 см гл.) представлены переслаивающимися суглинками и супесями (реже — песками) и подстилаются глиной. ПС сложена глиной, в настоящее время полностью задернована. Фронтальная часть оползня переработана оврагом. Длина оползня — около 100 м, ширина — 80 м. По результатам анализа аэрофотоснимков разных лет можно предположить, что этот оползень сформировался до 1965 г. на месте слабо выраженной ложбины, т. е. его возраст — не менее 30 лет. ПС и остатки тела практически не различаются по высоте, но хорошо различаются по растительности.

Естественный фон на пологом склоне увала представляет собой бугорковатую ивняково(*Salix glauca, S. lanata*)-ерниково-осоково(*Carex arctisibirica*)-моховую тундру с ОПП 95 % (табл. 3, ЕФ). Непосредственно над верхней стенкой отрыва разросся очень густой ивняк из *Salix lanata* (ПП ивы 80 %, до 0.5 м выс.) с большим количеством опада и единичными экземплярами злаков. Ивы покрывают также поверхность стенки отрыва, нависая над ней сверху, тогда как непосредственно на почти вертикальной поверхности разрастаются только хвощи и некоторые виды разнотравья (*Ranunculus borealis, Saxifraga cernua, Myosotis asiatica*).

ПС полностью заросла. На ней развита ивково(*Salix reptans*)-пушицево (*Eriophorum polystachion, E. scheuchzeri*)-моховая (*Drepanocladus uncinatus, Campylium zemliae*) группировка (табл. 3, ПС). Ивка *Salix reptans*, выросшая как из семян, так и от корневой поросли, образует ярус до 20 см выс., ПП до 30 %. По своему общему виду это сообщество напоминает осоково-пушицевые ивняки на речных террасах. В пониженных участках ПС с постоянным подтоком воды развиты злаково(*Dupontia fisheri*)-осоковые луговины с участием облигатного галофита *Carex glareosa*. Последний индицирует обнажившиеся в результате оползания засоленные морские отложения.

Полностью деградировавшие участки тела оползня представляют собой выпуклые мелкобугорковатые такырообразно растрескивающиеся поверхности с трансформированной растительностью. Исходная растительность преобразовалась в ивково-щучковую группировку (табл. 3, ДТ$_1$), сходную с теми, какие отмечались на деградированных блоках тела оползня № 3. В верхнем ярусе таких группировок господствуют *Salix reptans* (ПП 30 %) и *Deschampsia borealis* (ПП 20 %). На некоторых блоках (табл. 3, ДТ$_2$) сохраняются и даже начинают разрастаться ивы из исходного сообщества. Из злаков преобладает *Alopecurus pratensis*, в целом довольно редкий в районе; изредка на деградированных блоках встречается *Taraxacum ceratophorum*. Отмечены остатки моховой дернины (*Drepanocladus uncinatus, Campylium zemliae*), а мелкие мхи (печеночные и *Bryaceae*) и накипные лишайники образуют темную корочку на поверхности. За время наблюдений состав и структура этих сообществ не изменились, и тенденции к увеличению их ОПП не наблюдается. Очевидно, эти вторичные сообщества, возникшие на месте деградировавших исходных, представляют собой достаточно длительную и устойчивую стадию зарастания оползней. Такие сообщества мы наблюдали достаточно часто как на п-ове Ямал, так и на Тазовском и Гыданском полуостровах на склонах больших оползневых цирков.

Таким образом, в результате оползания грунта с растущим на нем растительным сообществом происходит резкое изменение условий: разрушается органогенный слой и изменяется pH верхнего горизонта в сторону нейтрального (так, в тундровом ерниково-осоково-моховом сообществе на склоне возле оползня № 1 pH — 4.4, а pH на ПС оползня — около 6). Нередко при сходе оползня обнажаются засоленные горизонты, в результате чего на ПС могут поселяться как облигатные (*Carex glareosa*), так и факультативные (*Tripleurospermum hookeri*) галофиты.

При зарастании оползней прослеживаются два независимо идущих во встречных направлениях процесса.

1) Зарастание обнаженной ПС происходит очень медленно. Стадия первичного зарастания затягивается на десятилетия и заканчивается формированием пионерных злаковых и ромашково-злаковых группировок на более сухих участках, а также осоково-дюпонтиевых лугов в промоинах. В дальнейшем происходит внедрение ценофильных тундровых видов. Прежде всего появляется поросль ив, частично семенная, а частично вегетативная от тех немногих кустиков, которые уцелели на мелких деградировавших блоках ТО. Эти блоки являются островками натурализации некоторых тундровых видов на оползне. На старых оползнях мы

ТАБЛИЦА 3

Описание растительных группировок на старом, полностью заросшем оползне № 4

Группы и виды растений	Типы поверхностей				
	ПС	Пр	ДТ1	ДТ2	ЕФ
ОПП	95	90	70	65	95
Ива	25	–	30	25	50
Осоковые, злаки	50	50	20	20	30
Мхи	80	10	30	30	85
Ветошь	20	40	10	10	10
Сосудистые растения					
Equisetum arvense subsp. *boreale*	5	–	–	+	+
Alopecurus alpinus	+	+	–	2	+
A. pratensis	–	–	+	10	–
Poa alpigena	–	2	–	5	+
Calamagrostis neglecta	1—2	5	+	3	10
Deschampsia borealis	–	+	20	5	–
Festuca rubra subsp. *arctica*	+	–	+	2	+
Dupontia fisheri	5	15	–	–	–
Trisetum spicatum	–	–	+	–	–
Eriophorum polystachion	40	10	–	–	–
E. scheuchzeri	–	5	–	–	–
Carex concolor	10	5	–	–	–
C. glareosa	–	20	–	–	–
C. arctisibirica	–	–	–	–	20
Salix glauca	5	–	1	5	30
S. lanata	2	–	+	10—15	10
S. reptans	2	–	30	+	–
S. polaris	–	–	2	+	+
Betula nana	–	–	+	–	15
Polygonum viviparum	1	–	+	–	+
Ranunculus borealis	–	–	+	+	–
Saxifraga cernua	–	–	–	–	+
Polemonium acutiflorum	+	–	+	–	+
Myosotis asiatica	–	–	+	–	–
Pedicularis sudetica	1	–	+	+	–
P. hirsuta	+	–	–	–	–
Artemisia tilesii	–	–	+	–	–
Tripleurospermum hookeri	–	–	+	–	–
Taraxacum ceratophorum	–	–	+	–	–
Мохообразные					
Drepanocladus uncinatus	60	5	20	20	30
Campylium zemliae	20	5	10	10	3
Brachythecium mildeanum	+	–	–	–	–
B. turgidum	–	–	+	+	30
Bryum sp.	–	–	+	+	+
Distichium hagenii	–	–	+	+	–
Hylocomium splendens	+	–	–	–	20
Polytrichum hyperboreum	–	–	–	–	+
Pohlia nutans	+	–	–	–	+
Печеночные мхи	+	–	+	+	+

Примечание. Условные обозначения те же, что в предыдущих табл. 1, 2; Пр — промоина.

отмечаем формирование на ПС довольно сомкнутых травяно(злаки, осоки, пушицы)-ивовых (*Salix glauca*, *S. lanata*, *S. reptans*) группировок.

2) Тундровые сообщества на блоках тела постепенно деградируют, по мере того как размываются и разрушаются сами блоки. В них внедряются пионерные виды, вначале поселяющиеся в трещинах, разбивающих блоки. Исходные сообщества трансформируются в злаково-ивовые (преимущественно *Salix reptans*), чаще всего щучково-ивовые сообщества. Эти сообщества представляют собой длительную стадию зарастания оползней.

Исходный моховой покров практически не восстанавливается, на ПС поселяются преимущественно пионерные виды, а на деградирующих блоках при отмирании тундровой моховой дернины начинают преобладать печеночники и накипные лишайники. Натурализация тундровых мхов с блоков тел происходит редко, лучше других восстанавливается *Aulacomnium turgidum*. Впоследствии по мере формирования органогенного горизонта и возникновения стабильных травяно-ивковых сообществ начинают внедряться другие тундровые мхи и образуется моховой покров с преобладанием *Drepanocladus uncinatus*.

Таким образом, общая тенденция динамики растительности на оползнях, очевидно, заключается в формировании достаточно устойчивых ивняковых сообществ, которые мы и отмечаем в древних оползневых цирках. Формирование таких сообществ идет в двух встречных направлениях: на ПС — через пионерную злаковую группировку и путем дальнейшего внедрения ивы, а на остатках тел — через деградацию исходного сообщества и формирование злаково-ивковых группировок. Мы можем лишь предположить, что длительность этой стадии очень велика, благодаря чему ивняковые сообщества в районах развития КОС устойчиво расширяют свои площади.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Т. 1—10. Л., 1961—1987.

Игнатов М. С., *Афонина О. М.* Список мхов на территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Vol. 1. N 1-2. P. 1—86.

Оползни. Исследование и укрепление. М., 1981. 368 с.

Петров Н. Ф. Оползневые системы. Простые оползни: аспекты классификации. Кишинев, 1987. 161 с.

Петров Н. Ф. Оползневые системы. Сложные оползни: аспекты классификации. Кишинев, 1988. 225 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Ireland R., *Brassard G.*, *Schofield W.*, *Witt D.* Checklist of the mosses of Canada. II // Lindbergia. 1987. Vol. 13. N 1-2. P. 1—61.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 5 VII 1994

SUMMARY

Active layer detachment slides of different age were examined in the central part of the Yamal peninsula in the subzone of northern hypoarctic tundras. Plant communities on the slip surface, on displaced blocks with preserved but degrading tundra vegetation and on undisturbed surface adjacent to slide were described. In the process of recovery pioneer herbaceous plant communities on relatively dry slip surfase and *Equisetum* dominated communities in wet cracks were replaced by *Salix reptans*-graminoid communities. At the same time the similar communities form on the displaced blocks after degradation of the previous tundra communities. Moss-lichen cover suffers bitterly on those blocks. On the oldest, well recovered landslips there was no difference in vegetation on the former face of slip surface and on displaced blocks; dense *Salix reptans*-herbaceous communities with new thin moss stratum occupy those surfaces.

УДК 581.55
© 1995

В. В. Акатов

АНАЛИЗ СТЕПЕНИ ФЛОРИСТИЧЕСКОЙ НЕПОЛНОЧЛЕННОСТИ ФИТОЦЕНОЗОВ КАК СПОСОБ ТЕСТИРОВАНИЯ ОСТРОВНОГО ЭФФЕКТА

V. V. AKATOV. ANALYSIS OF THE DEGREE OF PHYTOCOENOSES FLORISTIC UNSATURATION AS TESTING METHOD OF ISLAND EFFECT

Предлагается способ тестирования островного эффекта посредством сравнения степени видовой неполночленности сообществ одного типа. Он опробован на примере фитоценозов альпийских низкотравных лугов, лишайниковых пустошей и субальпийских среднетравных лугов Западного Кавказа. Выяснено, что существенная неполночленность характерна для альпийских сообществ, развивающихся в наиболее благоприятных условиях среды. Роль степени неполночленности в варьировании видовой насыщенности субальпийских сообществ незначительна. Масштаб различий между отдельными горными массивами и фитоценозами по их площади и степени изолированности в большинстве случаев недостаточен, чтобы быть реальным фактором, определяющим разницу в уровне проявления островного эффекта.

Одним из результатов антропогенного преобразования ландшафтов Земли является фрагментация — уменьшение площади и увеличение степени изолированности многих растительных сообществ, в том числе лесных, степных, болотных, высокогорных луговых и др. Данный процесс имеет два важных последствия для состояния их генофонда (Уилкокс, 1983).

1. Сокращение площади сообществ ведет к региональному или полному (в зависимости от масштаба воздействия) вымиранию некоторого количества видов в результате утраты части местообитаний.

2. Распад популяций оставшихся видов на малые по численности субпопуляции и снижение интенсивности обмена диаспорами между частями сообществ, ставших изолятами, ведут к нарушению равновесия между процессами локального выпадения видов и их иммиграции и в результате — к постепенному уменьшению видового богатства этих остатков сообществ, росту степени их неполночленности, увеличению вероятности регионального или полного вымирания оставшихся видов. Такое дополнительное сокращение видового богатства сообществ, изолированных от других сходных экосистем, известно под названием «островной эффект» (Бигон и др., 1989).

Несмотря на то что теория динамического равновесия R. MacArthur и E. Wilson (1963, 1967), предсказывающая островной эффект, стимулировала значительное число исследований, вопрос — существует ли он как таковой или же острова беднее видами просто из-за своей малой территории (теория случайного распределения видов; Coleman, 1981), небольшого набора местообитаний (Connor, McCoy, 1979) или других факторов — все еще остается без ответа (Симберлофф, 1982, 1988; Бигон и др., 1989; Kelly et al., 1989). Основной причиной такого положения является несовершенство тестов, используемых для выявления этого феномена.

Наиболее строгим тестом, подтверждающим теорию равновесия, является непосредственная оценка оборота видов на островах или в островных экосистемах (изолятах), вызванного непрерывным процессом выпадения и появления видов. Однако подобные исследования технически сложны и проводятся редко. Вызывает сомнение и надежность получаемых данных, так как из-за недоучета видов возможны как завышение, так и занижение реального оборота (Nilsson, Nilsson, 1982, 1983; Бигон и др., 1989). Неясно также, до какой степени наблюдаемый оборот действительно отражает вымирание популяций, а не внутрипопуляционные краткосрочные сдвиги (Симберлофф, 1988).

Другой способ выявления островного эффекта основан на сравнении графиков зависимости «число видов—площадь» для островов и произвольно выбранных участков (выборок) материка. Предполагается, что наклон графиков для островов будет более крутым, чем для материковых участков. Если указанную зависимость выразить с помощью формулы $S = CA^Z$, где S — число видов, A — площадь, а C и Z — безразмерные параметры, то диапазон значений Z для выборок будет примерно равен 0.12—0.17, а для изолятов — 0.18—0.35 (Preston, 1962; MacArthur, Wilson, 1967). Данный тест не позволяет оценивать влияние степени изолированности отдельных островов на число обитающих на них видов и применяется относительно редко.

Наконец, наиболее часто используемым способом тестирования теории равновесия является определение корреляции между числом видов, площадью и удаленностью изолята от источников распространения диаспор. Со временем шло совершенствование этого теста. Если на первом этапе анализировали варьирование общего числа видов растений или животных (чаще — определенных систематических групп), выявленных на островах, то в последующем — варьирование числа видов, встречающихся на определенных типах местообитаний (исключается разнообразие местообитаний), и далее — в пределах фиксированной площади определенных типов местообитаний (чем достигается разделение предсказаний теории равновесия и теории случайного распространения видов) (Westman, 1983; Kelly et al., 1989). Однако и последний вариант теста имеет существенный недостаток. В случае значительного варьирования видового богатства сообществ одного типа, вызванного варьированием качества абиотической и биотической среды (емкость среды), отделение эффектов «число видов—площадь» и «число видов—расстояние» от влияния параметров среды, по которым отличается один изолят от другого, становится практически невозможным (Nilsson, Nilsson, 1983; Бигон и др., 1989).

По-видимому, лучшим способом исключения «шумового» влияния емкости среды явилось бы прямое определение степени неполночленности фитоценозов-изолятов. В данной статье предлагается один из возможных подходов к решению этой проблемы.

Объекты и метод сбора полевого материала

Исследования проводили в бассейнах рек Белой, Большой и Малой Лабы, Мзымты на высокогорных массивах Главного, Бокового и Передового хребтов. Обозначение хребтов дано по работам В. Д. Панова (Панов, 1979; Панов и др., 1980). Объектами исследований служили широко распространенные в высокогорной зоне Западного Кавказа фитоценозы альпийских низкотравных плотнодерновинных лугов, лишайниковых пустошей и среднетравных субальпийских лугов.

Фитоценозы альпийских низкотравных лугов и пустошей относятся к одной ассоциации Pediculari chroorrhynchae—Eritrichietum caucasicum Minaeva 1987 (Онипченко и др., 1987) со следующими характерными и константными видами: *Festuca ovina* L., *Carex huetiana* Boiss., *C. tristis* Bieb., *Campanula biebersteiniana* Schult., *Pedicularis chroorrhyncha* Vved., *Luzula spicata* (L.) DC., *Cetraria nivalis* (L.) Ach., *Cetraria islandica* (L.) Ach. и др. Сообщества занимают малоснежные прямые и выпуклые склоны различной крутизны, а также платообразные поверхности. На своей нижней границе, которая в зависимости от района и экспозиции расположе-

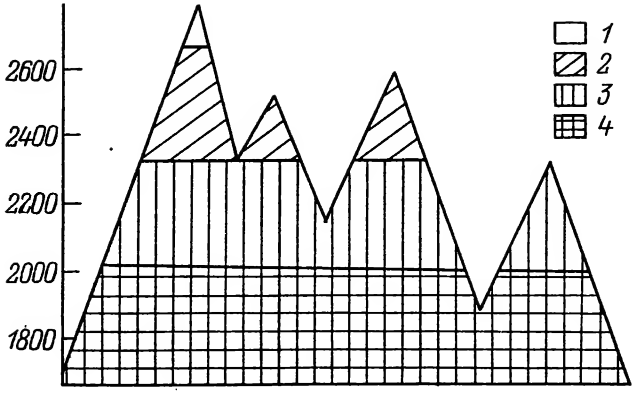


Рис. 1. Схема, отражающая зависимость площади и степени изолированности растительных сообществ от их высотного расположения на склонах горных массивов и хребтов.

Сообщества: *1* — скально-осыпные группировки; *2* — альпийские луга и пустоши, альпийские ковры на долгоснежных местообитаниях; *3* — субальпийские среднетравные луга, высокотравье, заросли кавказского рододендрона; *4* — субальпийские и верхнегорные леса. По оси ординат — высота, м над ур. м.

на на высоте от 1950 до 2800 м над ур. м., они соприкасаются с сообществами субальпийских лугов, зарослями кавказского рододендрона или березовым криволесьем, а сверху ограничены гребнем хребта, часто со скально-осыпными группировками растений, по бокам же обычно граничат с сообществами долгоснежных местообитаний. На альпийских лугах и пустошах в районе исследований зарегистрировано произрастание около 180 видов, из которых 70 встречаются только или главным образом в этих сообществах.

Сообщества субальпийских среднетравных лугов характеризуются доминированием преимущественно *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Festuca woronowii* Hack. и имеют сходный видовой состав (*Anemonastrum fasciculatum* (L.) Holub, *Ranunculus caucasicus* Bieb., *Betonica macrantha* C. Koch, *Astrantia maxima* Pall., *Knautia montana* (Bieb.) DC., *Centaurea phrygia* L., *Geranium sylvaticum* L., *Linum hypericifolium* Salisb. и др.). Они занимают среднюю часть склонов любой, кроме северной, экспозиции. На своем верхнем пределе эти луга соприкасаются с альпийскими сообществами, а снизу — с сообществами субальпийского высокотравья или лесными фитоценозами. Общее число видов, выявленных на этих лугах, составляет около 250, среди которых около 70 встречаются преимущественно в этих сообществах.

Сложность геологического строения, высокая степень расчлененности рельефа Западного Кавказа и относительно (по сравнению с Центральным Кавказом) небольшие высоты (до 3300 м над ур. м.) являются причиной небольшой площади высокогорных ценозов и отсутствия у них непрерывных и значительных по протяженности зон. При этом, как видно из схемы, представленной на рис. 1, из-за особенностей высотного расположения на склоне площадь альпийских сообществ в целом меньше, чем субальпийских (по данным И. С. Косенко (1957), примерно в 2 раза), а степень их изолированности выше.

В районе исследований на 14 горных массивах или участках хребтов на основе физиономических и флористических признаков, а также признаков местообитаний были выделены 26 альпийских и 22 субальпийских фитоценоза, не затронутых выпасом скота или не имеющих явных признаков выпаса в настоящее время (подавляющее большинство фитоценозов выделено в границах Кавказского биосферного заповедника). В пределах каждого фитоценоза на 25 площадках по 16 м^2, заложенных регулярным способом, были выполнены геоботанические описания, где отмечали присутствие видов сосудистых растений, а также общие сведения, характеризующие сообщества и их местообитания: общее проективное покрытие,

ТАБЛИЦА 1

Характеристика фитоценозов альпийских лугов и пустошей

Хребты и горные массивы	I			II			III		IV		V	VI		
Номер фитоценоза	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*
Средняя высота, м над ур. м.	2110	2000	2125	2260	2255	2410	2530	2425	2165	2130	2170	2095	2300	2200
Экспозиция склона	З	З	В	С-З	С-З	Ю-В	С-З	З	З	С-З	В	С-З	Ю	С-З
Крутизна склона, град	18	25	20	22	15	15	15	17	8	20	13	17	20	12
Каменистость, %	11	13	14	5	1	4	1	1	—	0.5	—	9	5	1
Среднее проективное покрытие, %	84	85	84	93	95	92	99	99	95	96	100	88	94	98
Число видов на 400 м^2 (S_c)	53	68	69	50	48	49	31	48	66	57	77	42	32	30
Среднее число видов на 16 м^2 ($\overline{S}$)	30	39	40	26	26	24	17	27	37	35	46	23	16	19
$S_c/\overline{S}$ (*BD*)	1.77	1.77	1.73	1.92	1.85	2.04	1.86	1.79	1.73	1.63	1.66	1.83	2.00	1.58

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Хребты и горные массивы	VII	VIII	IX				X			XI	XII	
Номер фитоценоза	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*	*20*	*21*	*22*	*23*	*24*	*25*	*26*
Средняя высота, м над ур. м.	2250	2410	2365	2380	2340	2400	2450	2225	2300	2330	2150	2100
Экспозиция склона	С-В	Ю-В	Ю-З	Ю-В	Ю-З	С	С-З	Ю-З	Ю	Ю	В	Ю-В
Крутизна склона, град	25	25	4	5	13	10	14	3	18	20	2	1
Каменистость, %	6	7	—	—	—	6	2	1	3	4	2	18
Среднее проективное покрытие, %	92	86	99	99	98	92	97	98	97	92	98	79
Число видов на 400 м^2 (S_c)	52	51	32	37	58	47	40	42	62	56	84	63
Среднее число видов на 16 м^2 ($\overline{S}$)	27	24	17	20	30	25	21	23	36	31	55	37
$S_c/\overline{S}$ (*BD*)	1.93	2.13	1.88	1.85	1.90	1.88	1.91	1.83	1.76	1.81	1.53	1.70

Примечание. Хребты и горные массивы: I — гора Абаго; II — гора Тыбга; III — хр. Аспидный; IV — гора Пшекиш; V — гора Большой Тхач; VI — хр. Солонцовый (бассейн р. Белой); VII — гора Алоус; VIII — гора Юха; IX — хр. Скерда; X — гора Ятыргварта; XI — гора Мраморная; XII — хр. Агиге (бассейн р. Малой Лабы).

ТАБЛИЦА 2

Характеристика фитоценозов субальпийских среднетравных лугов

Хребты и горные массивы	I						II			III	
Номер фитоценоза	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*
Средняя высота, м над ур. м.	1895	1890	1905	1885	1875	1860	2190	2275	2210	2060	1950
Экспозиция склона	З	Ю	Ю	Ю	Ю-З	С	З	Ю	Ю-З	Ю	Ю
Крутизна склона, град	20	14	13	23	29	10	26	20	20	10	17
Среднее проективное покрытие, %	100	100	100	100	100	95	100	100	100	100	100
Число видов на 400 м^2 (S_c)	67	64	68	65	71	74	71	84	91	62	64
Среднее число видов на 16 м^2 ($\overline{S}$)	30	29	33	27	31	33	34	36	42	25	32
$S_c/\overline{S}$ (BD)	2.24	2.21	2.06	2.41	2.29	2.24	2.09	2.34	2.16	2.48	2.00

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Хребты и горные массивы	IV					V			VI		
Номер фитоценоза	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*	*20*	*21*	*22*
Средняя высота, м над ур. м.	2125	2000	2000	2020	2000	2150	2200	2150	2430	2200	1910
Экспозиция склона	Ю-В	Ю-В	В	Ю-В	В	Ю-З	Ю	Ю-З	Ю-З	Ю	Ю-В
Крутизна склона, град	25	17	22	20	20	25	25	23	30	30	11
Среднее проективное покрытие, %	100	100	100	99	100	96	98	92	95	99	99
Число видов на 400 м^2 (S_c)	93	77	68	81	63	113	91	105	91	88	55
Среднее число видов на 16 м^2 ($\overline{S}$)	40	34	32	40	38	50	44	48	51	42	31
$S_c/\overline{S}$ (BD)	2.34	2.26	2.14	2.04	1.64	2.26	2.06	2.18	1.78	2.10	1.77

Примечание. Хребты и горные массивы: I — хр. Пастбище Абаго; II — хр. Аспидный; III — гора Пшекиш; IV — гора Тыбга; V — гора Абадзеш (бассейн р. Белой); VI — гора Прогонная (бассейн р. Большой Лабы); VII — гора Чугуш (бассейн р. Мзымты).

покрытие отдельных видов или их групп (мхов, лишайников), высоту над уровнем моря, экспозицию и уклон склона, характер подстилающих горных пород и каменистость (процент площади пробной площадки, занимаемой выходами горных пород).

На основе описаний были определены следующие показатели: S_c — общее число видов сосудистых растений, зарегистрированных во всех 25 описаниях, т. е. на площади 400 м^2; $\bar{S}$ — среднее число видов для каждого описания (характеризует видовое разнообразие в точке); $BD = S_c/\bar{S}$ — мера варьирования видового состава фитоценозов. В гомогенных фитоценозах BD определяется не столько разнообразием микроместообитаний, сколько особенностями пространственной структуры ценопопуляций растений, не зависящими от гетерогенности среды.

Все сведения, характеризующие фитоценозы, представлены в табл. 1 и 2.

Обоснование метода анализа

Как следует из работ F. Preston (1962), B. Coleman (1981), Э. Пианки (1981), Т. А. Работнова (1983, 1984), В. И. Василевича (1983), A. Shmida и M. Wilson (1985), T. Hatton и A. Carpenter (1986) и других исследователей, изменчивость флористического богатства фитоценозов одного типа может быть обусловлена следующими факторами: 1) площадью фитоценозов; 2) флористической емкостью биотической и абиотической сред в каждой точке занимаемого ими пространства; 3) разнообразием микроместообитаний; 4) масс-эффектом (поселением видов в местообитаниях, где не обеспечивается самоподдержание их популяций, т. е. преимущественно в районе экотонов); 5) флористической неполночленностью. Однако, если в качестве объектов анализа использовать одинаковые по площади однородные участки фитоценозов, удаленные от экотонов, значение 1-го, 3-го и 4-го факторов будет сведено к минимуму. Это позволяет сконцентрировать внимание на оставшихся 2-м и 5-м факторах — емкости среды и флористической неполночленности.

Существуют различные определения этих двух взаимосвязанных понятий. Согласно исследованиям Работнова (1983, 1984), под флористической емкостью среды (фитоценоза) понимается максимальное число видов, способных произрастать в фитоценозах или их частях. Она зависит от возможностей экотопа (например, от диапазона имеющихся ресурсов), характера конкурентных отношений между видами и, по-видимому, примерно соответствует числу видов в ценофлоре (флоре синтаксона, к которому относится данный фитоценоз; Дідух, 1987). Если в состав фитоценоза входят не все виды растений, способные произрастать в данных условиях, в основном в связи с отсутствием поступления их зачатков, то такие фитоценозы считаются неполночленными (Раменский, 1924; Работнов, 1983, 1984). Так как в сообществах одного типа обычно произрастает большое число видов с близкими требованиями к среде обитания (фитоценотически замещающие виды, экологические эквиваленты и т. д.) (Василевич, 1979, 1983; Shmida, Wilson, 1985) и в значительной степени благодаря им ценофлоры содержат гораздо больше видов, чем отдельные фитоценозы, практически все фитоценозы являются неполночленными.

По мнению Л. Г. Раменского (1924), абсолютно полночленный ценоз — это лишь идеальное отвлеченное понятие. Однако почти полночленными могут быть ценозы особо суровых крайних обитаний со строго ограниченным списком растений.

Иное представление о видовой неполночленности следует из теории динамического равновесия MacArthur и Wilson (1963, 1967). В соответствии с нею число видов в любом фитоценозе является результатом динамического равновесия между процессами их иммиграции и локального выпадения. При этом скорость иммиграции видов определяется общим числом видов в регионе, способных произрастать в фитоценозе («видовой фонд» колонизации, ценофлора), площадью фитоценоза и степенью его изоляции, т. е. расстоянием между ним и фитоценозами того же типа, флористическим сходством с соседними фитоценозами, наличием орографических или иных преград, препятствующих распространению диаспор. Скорость выпадения видов определяется площадью фитоценоза и условиями абиотической и биотической сред. Процесс иммиграции ведет к росту видового богатства фитоценоза. Однако по мере увеличения числа видов средний размер ценопопуляций растений уменьшается, а интенсивность межвидовой конкуренции и вероятность конкурентного исключения возрастают, особенно в изменчивой среде, что ведет к исчезновению все большего числа видов. Когда скорость иммиграции становится равной скорости исчезновения видов, их плотность достигает точки динамического равновесия (насыщения), выше которой прибавление новых видов уравновешивается вымиранием старых (MacArthur, Wilson, 1963, 1967; Пианка, 1981; Ricklefs, 1987).

В том случае, если точка насыщения определяется только скоростью локального выпадения видов, которая в свою очередь определяется условиями абиотической и биотической сред, а скорость иммиграции и площадь фитоценоза столь велики, что их увеличение не оказывает на число произрастающих в нем видов никакого влияния, такой фитоценоз может считаться полночленным, а число произрастающих в нем видов — соответствующим емкости среды.

Если же число видов в фитоценозе снижено в результате относительно низкой скорости иммиграции или малой его площади, то такой фитоценоз является неполночленным.

Обратим внимание на различные аспекты влияния площади фитоценоза на число произрастающих в нем видов: 1) небольшие по площади фитоценозы беднее видами просто в силу меньшей территории или небольшого набора местообитаний (микроместообитаний) (Connor, McCoy, 1979; Coleman, 1981); 2) уменьшение площади фитоценоза ведет к уменьшению среднего размера ценопопуляций и соответственно к увеличению вероятности их локального выпадения; 3) небольшие по площади фитоценозы, представляющие собой небольшую «мишень» для видов-колонизаторов, должны характеризоваться более низкой скоростью иммиграции, чем крупные (по мнению MacArthur и Wilson, этот фактор обычно не имеет большого значения). Зависимость «число видов—площадь», связанная со 2-й и 3-й причинами, является одним из проявлений островного эффекта (MacArthur, Wilson, 1963; Бигон и др., 1989). В этом случае число видов на участке значительной площади крупного по размеру фитоценоза должно превышать число видов на аналогичном участке меньшего фитоценоза (при условии равной емкости среды). Если же данная зависимость связана только с 1-й причиной, то равные по площади участки должны содержать близкое число видов (Kelly et al., 1989). Именно 2-й и 3-й аспекты соотношения «число видов—площадь» имелись в виду при определении понятий флористическая емкость среды, полночленность, неполночленность.

Таким образом, полночленность фитоценозов, как она понимается с точки зрения теории динамического равновесия, вполне возможна, если фитоценозы имеют большую площадь и малую степень изоляции, а ценофлора сформирована числом видов, существенно превышающим число видов в каждом отдельном фитоценозе.

Относительно низкой степенью неполночленности должны характеризоваться также отдельные небольшие участки фитоценозов. Во-первых, число видов на любом таком участке всегда меньше, чем в пределах фитоценоза в целом (т. е. в «видовом фонде» колонизации). Во-вторых, обмен диаспорами между участками в силу близости их расположения и отсутствия орографических или иных преград достаточно свободный. В-третьих, представители любого вида на таких участках не образуют локальных субпопуляций, изолированных друг от друга, а являются частью одной общей ценопопуляции, и поэтому их относительно длительное существование в пределах участков в виде одного или нескольких индивидуумов более вероятно, чем в пределах равного по площади изолята, т. е. такие участки являются не изолятами, а выборками (Preston, 1962). Это положение имеет весьма

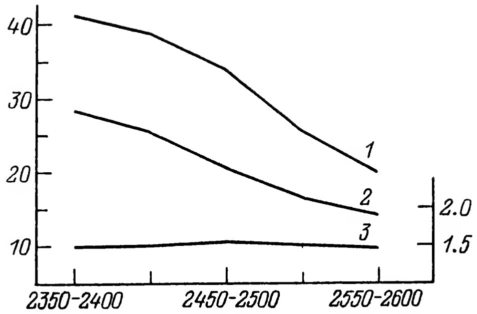


Рис. 2. Изменение значений S_c (*1*), $\bar{S}$ (*2*) и *BD* (*3*) вдоль высотного градиента (северо-западный склон хр. Аспидный; бассейн р. Белой).

По оси абсцисс — высота, м над ур. м.; по осям ординат: слева — число видов (S_c, $\bar{S}$), справа — значения *BD*.

важное значение, так как среднее видовое разнообразие таких участков ($\bar{S}$) должно достаточно объективно отражать среднюю флористическую емкость микробиотопов, а при условии, что анализируемые фитоценозы являются гомогенными, показатель $\bar{S}$ может быть использован при сравнении флористической емкости равных по площади крупных участков различных фитоценозов (имеется в виду то, что значения $\bar{S}$ в силу указанных выше причин в значительно меньшей степени, чем значения S_c, зависят от степени изолированности и площади фитоценозов и лучше соответствуют условиям среды). В результате появляется возможность с помощью анализа соотношения значений S_c, $\bar{S}$ и *BD* определить относительную роль степени флористической неполночленности в варьировании видового богатства фитоценозов, а значит, и степень проявления островного эффекта.

Примером изменения структуры сообщества альпийских лугов и пустошей из-за снижения емкости среды могут служить изменения вдоль высотных градиентов. Увеличение высоты над уровнем моря ведет к росту «суровости среды» и соответственно к снижению диапазона доступных ресурсов, возможно, доступных форм азота и фосфора (Онипченко, 1987). На рис. 2 показаны изменения значений S_c, $\bar{S}$ и *BD* на высотном градиенте северо-западного склона хр. Аспидный (бассейн р. Белой, 2400—2600 м над ур. м.). Значения показателей рассчитывались на основе 10 описаний, выполненных в пределах отрезков профиля протяженностью 50 м по высоте. Как видно из рис. 2, снижение S_c сопровождается снижением значений $\bar{S}$ и относительной стабильностью *BD*. Сравнение встречаемости видов на разных отрезках профиля показало, что с увеличением высоты выпало 26 видов (преимущественно с низкой исходной встречаемостью) и появилось 4 вида, у 5 видов встречаемость снизилась в среднем на 46 %, у 3 возросла в среднем на 26 % и у 8 видов осталась неизменной, т. е. при снижении емкости среды вдоль высотного градиента увеличилась вероятность выпадения большинства видов сосудистых растений в каждой точке каждого последующего высотного отрезка. Это привело к последовательному исчезновению на том или ином отрезке редких видов и снижению встречаемости видов со средним или высоким обилием, по-видимому, за счет увеличения покрытия отдельных доминантов. Это и обусловило стабильность *BD*, отражающую стабильность соотношения встречаемости видов на разных участках градиента.

Если бы снижение флористического богатства происходило преимущественно из-за увеличения уровня неполночленности ценозов, то следовало бы ожидать изменений в характере соотношения встречаемости видов и соответственно в соотношении значений S_c, $\bar{S}$ и *BD*. При невысоком уровне проявления островного эффекта следует ожидать выпадения из ценозов в основном редких видов, так как они характеризуются высокой вероятностью случайного выпадения из травостоя и низкой вероятностью повторного заноса диаспор на ставшие вакантными участки. Уменьшение доли видов с низкой встречаемостью вызовет значительно более сильное снижение значений S_c, чем $\bar{S}$, и соответственно снижение значений *BD*. Усиление степени проявления островного эффекта должно характеризоваться выпадением ряда видов со средней или даже высокой встречаемостью и увеличением встречаемости большинства оставшихся видов в результате уменьшения интен-

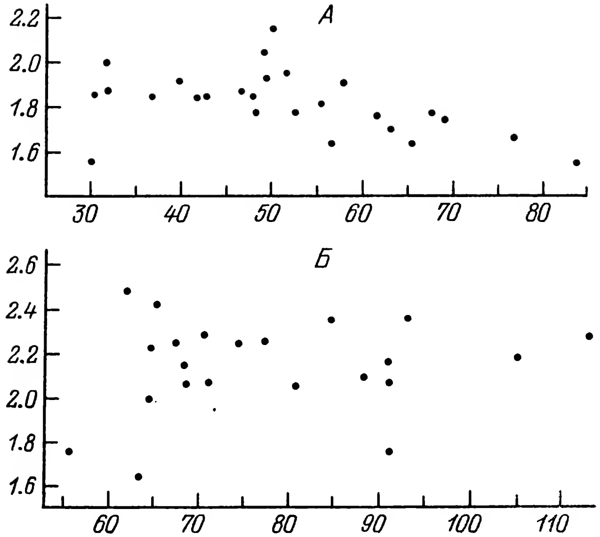


Рис. 3. Соотношение между значениями *BD* и числом видов на крупной площадке (S_c) у фитоценозов альпийских лугов и пустошей (*А*) и субальпийских среднетравных лугов (*Б*).

По осям абсцисс — S_c; по осям ординат — *BD*.

сивности межвидовой конкуренции и расширения ниш места (MacArthur, Wilson, 1967; Пианка, 1981), что еще более усилит тенденцию снижения *BD* при относительно стабильных значениях $\bar{S}$.

Таким образом, возможны две крайние гипотетические ситуации, отражающие различную роль неполночленности в варьировании видового богатства сообществ. Минимальная роль — значения *BD* не имеют корреляционной связи с S_c, между S_c и $\bar{S}$ наблюдается сильная положительная корреляция. Определяющая роль — значения *BD* имеют сильную положительную корреляцию с S_c, между S_c и $\bar{S}$ корреляция, напротив, отсутствует. Наличие островного эффекта и степень его проявления определяются посредством сопоставления фактических данных с представленными схемами.

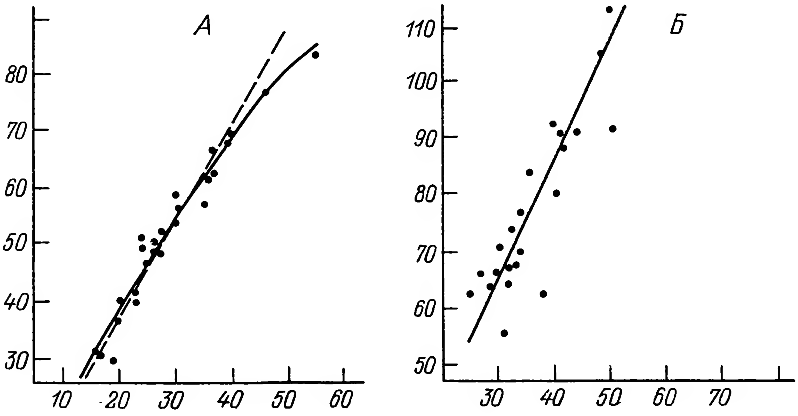


Рис. 4. Соотношение между видовым разнообразием в точке $\bar{S}$ и числом видов на крупной площадке (S_c) у фитоценозов альпийских лугов и пустошей (*А*) и субальпийских среднетравных лугов (*Б*).

По осям абсцисс — $\bar{S}$; по осям ординат — S_c.

Результаты

Как видно из табл. 1 и 2, флористическая насыщенность фитоценозов как альпийских лугов и пустошей, так и субальпийских лугов характеризуется высокой изменчивостью.

Значения S_c варьируют: в первом случае — от 30 до 84 видов (коэффициент вариации $V = 27$ %), во втором — от 55 до 113 видов ($V = 19.7$ %).

Соотношение значений S_c, $\bar{S}$ и BD для обоих типов сообществ представлено на рис. 3 и 4. Из рис. 3, *А* и 4, *А* видно, что у альпийских лугов и пустошей высокая положительная корреляция между значениями $\bar{S}$ и S_c ($r = 0.97$) сочетается со статистически достоверной для 1 % уровня значимости отрицательной линейной зависимостью между значениями S_c и BD ($r = -0.57$). Соответственно отношение между $\bar{S}$ и S_c описывается кривой степенного ($S_c = 3.55\ \bar{S}^{0.8}$), а не линейного типа. Коэффициент вариации значений BD равен 7 %. Один фитоценоз (*14*, табл. 1) имеет существенно более низкие значения BD, чем другие.

У субальпийских лугов зависимость между значениями S_c и BD отсутствует, а отношение между $\bar{S}$ и S_c характеризуется высокой положительной корреляцией ($r = 0.94$) и описывается при помощи линейного уравнения регрессии ($S_c = 2.09\ \bar{S} - 3$) (рис. 3, *Б* и 4, *Б*). Коэффициент вариации значений BD равен 9.5 %. Три фитоценоза (*16*, *20*, *22*) имеют существенно более низкие значения BD, чем другие.

Обсуждение

Таким образом, результаты анализа фактического материала, касающегося альпийских лугов и пустошей, не соответствуют полностью ни одной из приведенных выше схем.

Выявленный характер зависимости между анализируемыми параметрами свидетельствует о том, что оба рассматриваемых фактора определяют варьирование видового богатства сообществ, но роль их различна. Основным источником варьирования S_c является изменение емкости среды. Флористическая неполночленность, уровень которой повышается с увеличением емкости среды и видового богатства фитоценозов, ограничивает изменчивость S_c. Соотношение фактических значений S_c с полученными на основе линейного уравнения регрессии, при составлении которого использовалась только часть выборки с $\bar{S} < 40$ видов ($S_c = 1.76 + S + 1.24$), показывает, что неполночленность фитоценозов становится особенно заметной, когда средняя емкость микробиотопов превышает 35 видов, а у фитоценозов с $\bar{S} = 55$ видам (*25*, табл. 1) она на 16 % выше, чем у маловидовых сообществ.

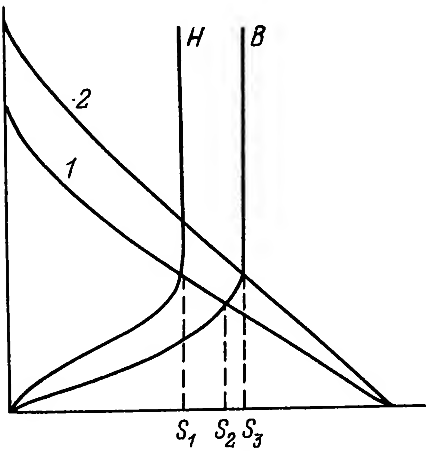


Рис. 5. Иллюстрация механизма зависимости степени неполночленности фитоценозов от их флористической емкости на графической модели теории равновесия (за основу взят рисунок из книги Э. Пианка, 1981).

1, *2* — кривые скорости иммиграции видов, соответствующие более низкому (*1*) и более высокому (*2*) уровням интенсивности обмена диаспорами растений между фитоценозами; *Н*, *В* — кривые скорости локального выпадения видов для фитоценозов с более низкой (*Н*) и более высокой (*В*) флористической емкостью. S_1 — число видов, соответствующее емкости фитоценоза *Н*; S_3 — число видов, соответствующее емкости фитоценоза *В*. По оси абсцисс — число видов; по оси ординат — скорость.

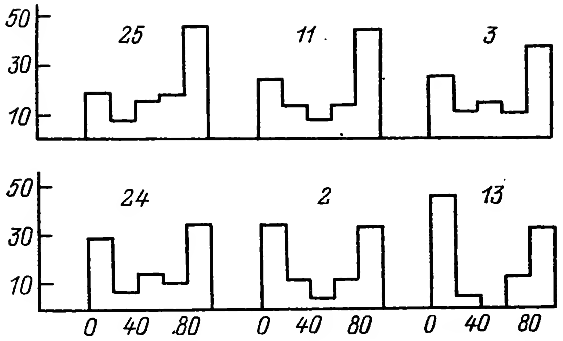


Рис. 6. Тип распределения встречаемости видов у фитоценозов с различным видовым богатством (S_c).

Цифры соответствуют порядковым номерам фитоценозов в табл. 1. Число видов S_c (в убывающем порядке) и значения *BD* (в скобках): *25* — 84 (1.53); *11* — 77 (1.66); *3* — 69 (1.73); *24* — 56 (1.81); *2* — 40 (1.91); *13* — 32 (2.00). По оси абсцисс — встречаемость, %; по оси ординат — число видов, %.

Так как увеличение емкости ведет к снижению скорости локального выпадения видов, компенсируя тем самым малую площадь ценозов, наблюдающийся рост уровня неполночленности, вероятнее всего, связан с недостаточной интенсивностью обмена диаспорами между сообществами. Данное предположение согласуется с теорией равновесия и может быть проиллюстрировано на ее графической модели (рис. 5), показывающей скорости иммиграции и локального выпадения видов при различных уровнях интенсивности обмена диаспорами растений для фитоценозов с более низкой (*H*) и более высокой (*B*) флористической емкостью (предполагается, что площадь этих фитоценозов одинакова). Из рис. 5 видно, что рост интенсивности этого обмена не приведет к изменению числа видов в фитоценозе *H*, но увеличит их число (с S_2 до S_3) в фитоценозе *B*, т. е. более низкий уровень обмена диаспорами обеспечивает скорость иммиграции, достаточную для полного насыщения видами фитоценоза с меньшей емкостью и недостаточную для насыщения фитоценоза с большей емкостью. Таким образом, при определенном уровне интенсивности обмена диаспорами растений и равной площади фитоценозов степень их неполночленности будет тем выше, чем большей флористической емкостью они характеризуются. Причем данная зависимость наблюдается лишь у фитоценозов с флористической емкостью выше некоторой пороговой величины.

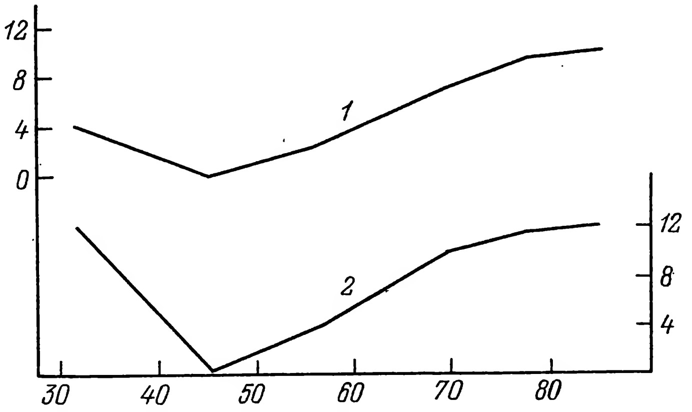


Рис. 7. Соотношение между видовым богатством фитоценозов (S_c) и числом видов в них, имеющих среднюю встречаемость в альпийских фитоценозах исследуемого района менее 20 %.

1 — абсолютное число редких видов; *2* — доля редких видов от общего числа видов в фитоценозе. По оси абсцисс — S_c; по осям ординат: слева — число видов, справа — доля видов, %.

Однако следует рассмотреть и альтернативные объяснения снижения значений BD на оси S_c.

1. С ростом степени «суровости» экологических режимов местообитания можно ожидать увеличения зависимости пространственного распределения видов от неоднородности среды и формирования мозаичной структуры растительного покрова.

2. С увеличением емкости местообитаний и числа произрастающих на них видов происходит нарастание интенсивности ценобиотических отношений и выпадение видов, мало приспособленных к произрастанию в сомкнутых травостоях (Работнов, 1984). Если последние имеют преимущественно низкую плотность ценопопуляций, то доля видов с низкой встречаемостью в богатых видами фитоценозах должна быть относительно ниже, чем в бедных. Соответственно степень гомогенности этих фитоценозов должна быть выше.

3. Причиной неполночленности может быть не только островной эффект, но и недостаток времени для достижения сообществами эволюционного или экологического равновесия (Пианка, 1981; Работнов, 1984; Бигон и др., 1989).

Правомерность 1-го альтернативного объяснения может быть оценена путем анализа характера распределения встречаемости видов по классам встречаемости в фитоценозах с различными значениями $\bar{S}$ и минимальными отклонениями значений S_c от теоретических, рассчитанных на основе уравнения регрессии степенного типа (рис. 4, *А*). Это фитоценозы *25, 11, 3, 24, 21, 13* (табл. 1). Предполагается, что по мере увеличения степени мозаичности растительного покрова должны наблюдаться снижение доли видов с высокой встречаемостью (> 81 %) и увеличение доли видов со средней встречаемостью (21—80 %). Однако, как видно из рис. 6, рост доли последней не имеет места, и поэтому 1-е альтернативное объяснение нельзя считать правомерным.

Неправомерность 2-го альтернативного объяснения становится понятной после рассмотрения рис. 7, из которого следует, что рост общего числа видов в сообществах сопровождается не снижением, а увеличением в них абсолютного и относительного числа видов, имеющих среднюю встречаемость в альпийских фитоценозах исследуемого района менее 20 %.

Касаясь 3-го альтернативного объяснения, заметим, что общее число видов, произрастающих на лугах и пустошах (т. е. видовой фонд), примерно в 2 раза превышает максимальные из зафиксированных нами значений S_c. Кроме того, хотя проблема происхождения и возраста высокогорной флоры Кавказа (как и других высокогорных флор Северного полушария) еще далека от разрешения и вызывает много разногласий (Толмачев, 1948, 1958; Федоров, 1952; Харкевич, 1954; Долуханов, 1966; Алтухов, 1967, 1985, и др.), большинство ботаников считают эту флору исторически древней, берущей начало в третичном периоде. Все это, казалось бы, не позволяет рассматривать эволюционное время в качестве причины неполночленности фитоценозов. Однако нельзя исключить предположение, что для полного насыщения видами ценозов, расположенных в наиболее благоприятных местообитаниях, в условиях существующей интенсивности обмена диаспорами необходимо, чтобы объем ценофлоры был значительно выше значений S_c. Если оно верно, то это аргумент в пользу представлений о незавершенности процесса формирования альпийской флоры и продолжении как интенсивного видообразования, так и процессов расселения видов в высокогорной зоне Кавказа (Гроссгейм, 1936; Долуханов, 1966). И все же данная причина неполночленности может рассматриваться лишь как опосредованная. При абсолютно свободном обмене диаспорами растений между альпийскими сообществами существующий объем ценофлоры скорее всего окажется более чем достаточным для полного насыщения этих сообществ видами. Что касается недостатка времени для достижения экологического равновесия, то мы не имеем фактов, свидетельствующих о том, что рассматриваемые альпийские фитоценозы не являются климаксовыми.

Характер зависимости между анализируемыми параметрами у субальпийских лугов полностью соответствует ситуации, когда основным фактором варьирования видового богатства сообществ является емкость среды, а общая интенсивность обмена диаспорами растений достаточно велика даже для полного насыщения видами фитоценозов, развивающихся в наиболее благоприятных условиях. Учитывая примерно равное соотношение между числом видов, входящих в ценофлоры, и максимальными значениями S_c у альпийских и субальпийских лугов, более высокую насыщенность фитоценозов последних можно объяснить лишь меньшей степенью их изолированности. Это связано как с особенностью расположения субальпийских сообществ на склоне, так и с их относительно низкой флористической специфичностью (см. раздел «Объекты и методы сбора полевого материала»).

Относительно невысокий уровень варьирования значений *BD* как у альпийских, так и у субальпийских сообществ (7 и 9.5 %; рис. 3, *A, B*) свидетельствует не только о малых различиях в степени неоднородности экотопов, но и о масштабе различий отдельных высокогорных массивов и фитоценозов по их площади и степени изолированности, в большинстве случаев недостаточном, чтобы стать реальным фактором, определяющим различие в вероятности локального выпадения видов и частоте заноса на них диаспор растений. Аналогичное заключение было сделано нами ранее на основе анализа причин пятнистого распределения альпийских растений (Акатов, 1993). В связи с этим отпадает необходимость анализа зависимостей «неполночленность—площадь» и «неполночленность—изолированность». Впрочем, это и трудно было бы сделать, даже используя среднемасштабную геоботаническую карту района исследований (М. 1 : 50 000), в связи с высокой комплексностью горной растительности, нашедшей свое отражение в принципе построения легенды карты, а также сложностью количественного выражения степени изолированности фитоценозов, особенно если учесть наличие орографических преград. Кроме того, значительная часть видов может произрастать и в других высокогорных сообществах. Естественно, что площадь местообитаний, пригодных для их произрастания, будет значительно больше, а степень изолированности — ниже, чем соответствующие параметры анализируемых фитоценозов. Что касается расстояния между соседними высокогорными массивами, то оно в большинстве случаев не превышает 12 км.

Все же ряд фитоценозов (альпийский *14* и субальпийские *16*, *20*,*22*), характеризующихся значительно более низкими величинами *BD*, чем другие (табл. 1 и 2; рис. 3), требует отдельного рассмотрения. Так, субальпийский фитоценоз *22* расположен на южном макросклоне Главного хр., где из-за большого количества осадков в зимнее время и более мощного снежного покрова, чем на северном макросклоне, преобладающим типом высокогорной растительности является растительность долгоснежных местообитаний, а анализируемые нами среднетравные субальпийские луга имеют ограниченное распространение. Высокая степень неполночленности этого фитоценоза, вероятнее всего, есть результат более сильного проявления островного эффекта.

Субальпийский фитоценоз *20* (гора Прогонная) расположен в приграничном районе заповедника, где с 1951 по 1957 г. осуществлялся выпас скота. Характерными особенностями его структуры являются несколько сниженное общее проективное покрытие и отсутствие доминирующих видов. Можно предположить, что после прекращения выпаса (а возможно, и в его процессе) освобожденное пространство и ресурсы привели к увеличению встречаемости значительного числа видов и рекордно высокому видовому разнообразию в точке ($\bar{S} = 51$). Ярко выраженный дисбаланс между емкостью среды и видовым разнообразием сообщества, имеющий место в настоящее время, скорее всего является следствием незавершенности восстановительной сукцессии. Можно в будущем ожидать снижения с последующей стабилизацией значений $\bar{S}$, стабильности либо снижения значений S_c

(учитывая довольно высокие значения этого показателя в настоящее время — 91 вид).

Что касается альпийского фитоценоза *14* (хр. Солонцовый) и субальпийского *16* (гора Тыбга), то причина их неполночленности остается пока не ясной, так как другие фитоценозы, расположенные рядом (альпийские *11*, *12* и субальпийские *12—15*), имеют более высокие значения BD. Подробнее случаи отклонения значений S_c от линий регрессии будут рассмотрены в последующих публикациях после накопления соответствующих фактов.

Заключение

Флористическая емкость абиотической и биотической сред наряду с площадью фитоценозов, определяющая скорость локального выпадения видов, является фактором, способным в значительной степени маскировать островной эффект, если последний тестируется посредством определения корреляции между числом видов, площадью и удаленностью изолятов от источников распространения диаспор. Одним из способов исключения его влияния может быть измерение относительной степени неполночленности сообществ. В основе предполагаемого подхода к определению этого параметра лежат два исходных положения.

1. На удаленных от экотонов, одинаковых и весьма значительных по площади однородных участках фитоценозов число видов (S_c) определяется преимущественно емкостью среды и степенью неполночленности этих сообществ, а влияние других факторов несущественно.

2. В связи с тем что число видов, произрастающих в пределах границ фитоценоза, всегда больше, чем на любом его участке небольшого размера, каждый вид потенциально может произрастать на любом из этих участков, а обмен диаспорами растений между участками свободный, можно считать, что их среднее видовое разнообразие ($\bar{S}$) должно достаточно объективно отражать среднюю флористическую емкость микробиотопов, а при условии, что анализируемые фитоценозы являются гомогенными, показатель $\bar{S}$ может быть использован при сравнении флористической емкости равных по площади крупных участков различных фитоценозов.

Если данные положения верны, то возможны две крайние гипотетические ситуации, отражающие различную роль неполночленности, а значит, и островного эффекта в варьировании видового богатства сообществ. Минимальная роль — значения BD ($S_c/\bar{S}$) не имеют корреляционной связи с S_c, между значениями S_c и $\bar{S}$ наблюдается сильная корреляция. Определяющая роль — значения BD характеризуются положительной корреляцией с S_c, между значениями S_c и $\bar{S}$ корреляция отсутствует.

Наличие островного эффекта и степень его проявления определяются посредством сопоставления фактических данных с представленными схемами.

Предлагаемый тест опробован на примере фитоценозов альпийских низкотравных лугов и пустошей и субальпийских среднетравных лугов. Эти фитоценозы не являются идеальными объектами для тестирования теории равновесия, но в отличие от настоящих островов их размер и степень изолированности во многом сходны с таковыми у остатков сообществ, подвергавшихся антропогенному воздействию, что повышает значимость полученных результатов.

Анализ степени неполночленности указанных сообществ позволил сделать следующие выводы.

1. Масштаб различий фитоценозов высокогорных лугов и пустошей Западного Кавказа по их площади и степени изолированности в большинстве случаев недостаточен, чтобы быть реальным фактором, определяющим различие в вероятности вымирания видов и частоте заноса в них диаспор растений.

2. Отсутствие зависимости между числом видов в фитоценозах (или степенью

неполночленности), площадью и степенью их изолированности еще не свидетельствует об отсутствии островного эффекта. Индикатором недостаточной интенсивности обмена диаспорами растений (и в первую очередь относительно редких видов) между фитоценозами является также рост уровня неполночленности этих фитоценозов на градиенте роста емкости среды. Данная зависимость наблюдается у сообществ альпийских лугов и пустошей и отсутствует у сообществ субальпийских лугов из-за более широкого распространения последних.

3. Дисбаланс между емкостью среды и видовым разнообразием сообществ может быть следствием не только их малой площади или удаленности от источника распространения диаспор, но и незавершенности их формирования или восстановления в ходе демутационной сукцессии, что следует учитывать при практическом применении предлагаемого теста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акатов В. В. Пятнистое распределение альпийских растений Западного Кавказа // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 11. С. 34—44.

Алтухов М. Д. Очерк высокогорной растительности известнякового массива Трю-Ятыргварта // Тр. Кавказского гос. заповедника. М., 1967. Вып. IX. С. 3—59.

Алтухов М. Д. Растительный покров высокогорий Северо-Западного Кавказа, его рациональное использование и охрана: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1985. 36 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 2. М., 1989. 477 с.

Василевич В. И. Почему существуют многовидовые растительные сообщества? // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 3. С. 341—351.

Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 248 с.

Гроссгейм А. А. Анализ флоры Кавказа. Баку, 1936. 257 с.

Дідух Я. П. Методика аналізу флор гірських регіонів // Укр. бот. журн. 1986. Т. 43. № 6. С. 74—78.

Долуханов А. Г. Основные этапы истории развития растительности // Природные условия и естественные ресурсы СССР. Кавказ. М., 1966. С. 225—246.

Косенко И. С. К производственной характеристике высокогорных лугов Краснодарского края // Тр. Кубанск. с.-хоз. ин-та. Краснодар, 1957. Вып. 3 (31). С. 129—140.

Онипченко В. Г. Состав, структура и продуктивность фитоценозов. Лишайники и высшие растения // Биогеоценозы альпийских пустошей (на примере Северо-Западного Кавказа). М., 1987. С. 19—31.

Онипченко В. Г., Минаева Т. Ю., Работнова М. В. К синтаксономии альпийских сообществ Тебердинского заповедника. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1987. № 1675-В87. 32 с.

Панов В. Д. Главный, Боковой и Водораздельный хребты Большого Кавказа // Изв. ВГО. 1979. Т. 111. № 5. С. 438—442.

Панов В. Д., Ефремов Ю. В., Саражин В. И. Хребты Западного Кавказа и их влияние на изменчивость некоторых элементов климата // Сб. работ Ростовской ГМО. 1980. Вып. 17. С. 74—87.

Пианка Э. Эволюционная экология. М., 1981. 400 с.

Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1983. 296 с.

Работнов Т. А. Луговедение. М., 1984. 320 с.

Раменский Л. Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение // Вестн. опытного дела. Воронеж, 1924. С. 37—73.

Симберлофф Д. С. Теория островной биогеографии и организация охраняемых территорий // Экология. 1982. № 4. С. 3—13.

Симберлофф Д. С. Биогеографические модели, распространение видов и организация сообществ // Биосфера: эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки. Пер. с англ. М., 1988. С. 60—81.

Толмачев А. И. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов Северного полушария // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 2. С. 161—180.

Толмачев А. И. О происхождении некоторых основных элементов высокогорных флор северного полушария // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.—Л., 1958. Вып. 3. С. 316—360.

Уилкокс Б. А. Островная экология и охрана природы // Биология охраны природы. Пер. с англ. М., 1983. С. 117—142.

Федоров А. А. История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы // Матер. по четвертичному периоду. М.—Л., 1952. Т. 3. С. 49—86.

Харкевич С. С. Роль эперогенеза в формировании высокогорной флоры Большого Кавказа // Бот. журн. 1954. Т. 39. № 4. С. 498—514.

Coleman B. D. On random placement and species-area relations // Mathem. biosci. 1981. Vol. 54. P. 191—215.

Connor E. F., McCoy E. D. The statistics and biology of the species—area relationship // Amer. Nat. 1979. Vol. 113. P. 791—833.

Hatton T. J., Carpenter A. T. An empirical test of the mass effect determinant of species richness // Vegetatio. 1986. Vol. 68. N 1. P. 33—36.

Kelly B. J., Wilson J. B., Mark A. F. Causes of the species—area relation: a study of islands in lake Manapouri, New Zealand // J. Ecol. 1989. Vol. 77. P. 1021—1028.

MacArthur R. M., Wilson E. O. An equilibrium theory of insular zoogeography // Evolution. 1963. Vol. 17. N 4. P. 373—387.

MacArthur R. M., Wilson E. O. The theory of Island Biogeography. Princeton—N. Y., 1967. 203 p.

Nilsson I. N., Nilsson S. G. Turnover of vascular plant species on small islands in Lake Mockeln, South Sweden 1976—1980 // Oecologia. 1982. Vol. 52. P. 128—133.

Nilsson S. G., Nilsson I. N. Are estimated species turnover rates on islands largely sampling error? // Amer. Nat. 1983. Vol. 121. P. 595—597.

Preston F. W. The canonical distribution of commonness and rarity // Ecology. 1962. Vol. 13. P. 185—215, 410—432.

Ricklefs R. E. Community diversity: relative roles of local and regional processes // Science. 1987. Vol. 235. P. 167—171.

Shmida A., Wilson M. Biological determinants of species diversity // J. Biogeogr. 1985. Vol. 12. P. 1—20.

Westman W. E. Island biogeography: studies on the xeric shrublands of the inner Channel Islands California // J. Biogeogr. 1983. Vol. 10. P. 97—118.

Кавказский биосферный заповедник
Майкоп

Получено 7 XII 1993

SUMMARY

The testing method for island effect using the analysis of degree of phytocoenoses floristics unsaturation is proposed. It has been applied to the alpine short grass meadow, lichen heath and subalpine meadow phytocoenoses which are wide spread in high mountains of Western Caucasus. It was determined that the intensive exchange of diaspores among the phytocoenoses of alpine meadows and heathes is not sufficient for saturation with species of phytocoenoses formed in the most favorable environmental conditions. The subalpine phytocoenoses are more saturated than it may be explained by their lesser isolation. The scale of distinctions between the degree of phytocoenose or massif isolation is not sufficient to determine the distinctions in their species richness.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.272
© 1995

K. L. Vinogradova

SAUNDERSELLA SIMPLEX (*CHORDARIALES*, *PHAEOPHYTA*) IN THE ARCTIC OCEAN

К. Л. ВИНОГРАДОВА. *SAUNDERSELLA SIMPLEX* (*CHORDARIALES*, *PHAEOPHYTA*) В СЕВЕРНОМ ЛЕДОВИТОМ ОКЕАНЕ

Pacific boreal genus and species *Saundersella simplex* are recorded for the first time in Spitsbergen and for the second time in whole Arctic Ocean. These data allow to suppose that a more wide distribution of this species must have taken place in Pliocene Arctic Ocean as a result of migration from Pacific to the Arctic along the American coast.

Saundersella simplex was described from Sitka, Alaska, as *Mesogloia simplex* by A. Saunders (1901) and later transferred to the genus *Gobia* by W. Setchell and N. Gardner (1924). Finally, H. Kylin (1940) established the genus *Saundersella* for this species.

Saundersella simplex (Saunders) Kylin is the only species of a North Pacific boreal genus of brown algae. A second species, *S. saxicola* (Okamura et Yamada) Inagaki, was shown to be generically distinct and thus transferred to the new genus *Heteroralfsia* in the *Ralfsiaceae* by H. Kawai (1989).

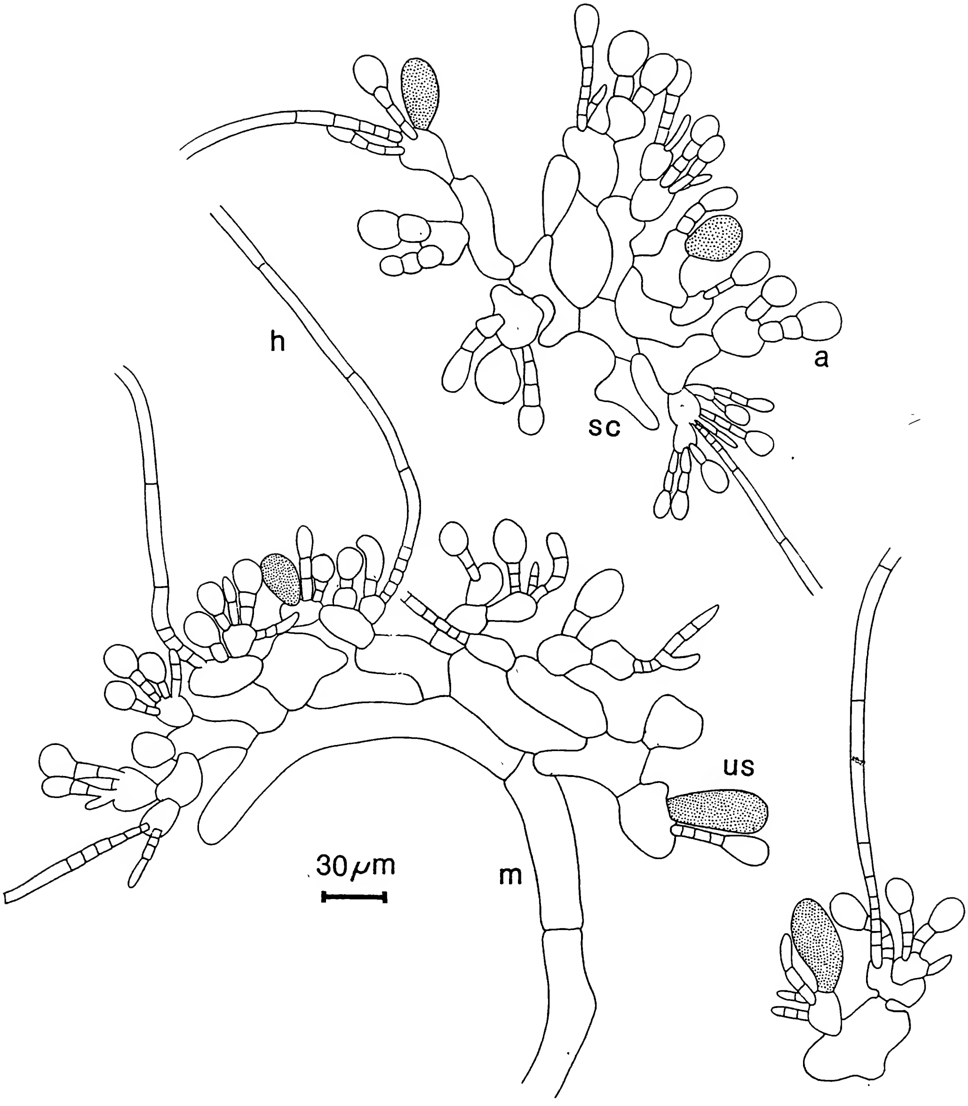
Until recently, *Saundersella simplex* has been known from the Asiatic coast of the Pacific Ocean, including the south-western coast of the Bering Sea, Commandor Islands, the Pacific coast of Kamchatka, Southern Kurils, Sakhalin, the mainland coast of the Japan Sea and Japan, and from the North American coast from Alaska southward to Washington. In 1959 this species, up to then known as a Pacific endemic, was recorded for the first time outside of the Pacific Ocean, when it was reported from a number of localities in the White Sea (Калугина, 1959).

During a study of marine algae from Spitsbergen collected by the Arctic Ecology Group of the Institute of Oceanology of the Polish Academy of Sciences, I found some specimens of *Saundersella simplex* in the collections made from the south-western coast of Isfjorden near Kapp Linne. Thus, this is the first record of this boreal Pacific species in the Spitsbergen and the second record in the Arctic Ocean.

The following description and illustration of *Saundersella simplex* are based on the material from Spitsbergen studied by author.

Saundersella simplex (Saunders) Kylin, 1940 : 41, fig. 21E; Inagaki, 1958 : 159, fig. 61—63, pl. 21; Перестенко, 1980 : 145, рис. 297—299, 331. — *Mesogloia simplex* Saunders, 1901 : 423, pl. 50, fig. 3, 4.

Frond epiphytic, simple, cylindrical or slightly clavate, with a short pedicel, 0.5—1.5 cm high, 1—1.5 mm in diameter, attached by a small disc, olive-brown, soft, lubricous. Medullary layer composed of a fascicle of branching, loosely arranged, colourless filaments. Cells of medullary filaments irregularly cylindrical, long, 15—35 μm in diameter. Central filaments surrounded by loosely reticulate, irregularly branched and freely anastomosing subcortical filaments, which are corymbose in the



Saundersella simplex.

View of portions of the frond: a — assimilatory filaments, h — hairs, m — medullary filaments, sc — subcortical filaments, us — unilocular sporangia. Bar — 30 μm.

outermost part. Cells of subcortex irregularly polygonal, roundish, clubshaped, 20—60 μm in diameter, becoming smaller toward the periphery. Rhizoidal filaments, arising from subcortical cells, are present. Terminal cells of the subcortical filaments give rise to assimilatory filaments, hairs and sporangia. Assimilatory filaments simple, 2—5-celled, clubshaped, coloured, apical cell larger than other cells, pyriform or sphaerical, up to 25 μm in diameter. Hairs abundant, long, 4—6 μm in diameter, scattered. Unilocular sporangia scattered, ellipsoid or oviform, abundant, 30—60 × 20—35 μm. Plurilocular sporangia were not observed. (Figure).

The present species was growing epiphytically on *Chordaria flagelliformis* (O. F. Müller) C. Agardh in the sublittoral on the east coast of Kapp Linné, Isfjorden, Spitsbergen.

It is possible that this is not the first find of this species from Spitsbergen. It is probable that the alga recorded by P. Svendsen (1959) under the name *Asperococcus* sp. is actually *Saundersella*. Svendsen attributed his specimens to *Asperococcus* without certainty and noted that the «relation to other genera was not obvious» (1959 : 34). His description agrees very well with habit and structure of *Saundersella simplex*. Plants were characterized by «sessile unilocular oblongshaped sporangia, superficially scattered on the thallus. Several-celled clubshaped paraphyses were observed as well» (Svendsen, 1959 : 34). They were also epiphytic on *Chordaria flagelliformis*. Furthermore, they were collected at the same locality, Kapp Linné. Our material consists of a few small specimens, whereas Svendsen observed his plants to be 10(–15) cm in height. He described his plants to be very common epiphyte on *Chordaria flagelliformis*. Therefore, it may be assumed that *Saundersella simplex* is a rather common species in the marine flora of Spitsbergen.

Thus, the genus and species under consideration have a continuous distribution throughout the boreal zone in the North Pacific and local distribution in the preatlantic Arctic. It is absent in the North Atlantic and in the east sector of the Arctic. Such distribution pattern allow to consider the south Spitsbergen and the White Sea as refugia and to suppose that a more wide distribution of this species must have taken place in the past. New finds of *S. simplex* do not alter its zonal delineation because arctic locations are characterized by high boreal environments. It is wide boreal species which suggested as having North Pacific center of origin and distribution and which forms pacific geographical element of the benthic arctic flora. One must assume from this more wide distribution of *S. simplex* in temperate Pliocene Arctic Ocean. Its migration from the Pacific to the Arctic must have passed from west to east along the American coast.

I am indebted to Professor M. Wynne for reviewing the manuscript and making suggestions for its improvement.

This research has been supported by grant from the Russian Fundamental Research Foundation.

LITERATURE CITED

Калугина А. А. Новые водоросли для Белого моря. II // Тр. БИН АН СССР. Сер. II. Споровые растения. 1959. Вып. 12. С. 176—187.

Перестенко Л. П. Водоросли залива Петра Великого. Л., 1980. 232 с.

Inagaki K. A systematic study of the order *Chordariales* from Japan and its vicinity // Sci. papers Inst. Algol. Res. Hokkaido Univ. 1958. Vol. 4. P. 87—197.

Kawai H. Life history and systematic position of *Heteroralfsia saxicola* gen. et comb. nov. (*Ralfsiaceae*, *Phaeophyceae*) // Phycologia. 1989. Vol. 28. P. 243—251.

Kylin H. Die Phaeophyceenordnung *Chordariales* // Lunds Univ. Årsskrift. N. F. Avd. 2. 1940. Bd 36. S. 1—67.

Saunders A. Papers from the Harriman Alaska Expedition. XXV. The algae // Proc. Washington Acad. Sci. 1901. Vol. 3. P. 391—486.

Setchell W. A., *Gardner N. L.* Phycological contributions VII // Univ. California Publ. Bot. 1924. Vol. 13. P. 1—13.

Svendsen P. The algal vegetation of Spitsbergen // Skrifter, Norsk Polarinstitute. 1959. № 116. P. 1—49.

Komarov Botanical Institute Russian
Academy of Sciences
St. Petersburg

Received 22 XI 1994

РЕЗЮМЕ

Saundersella simplex впервые указывается на южном Шпицбергене. На основе особенностей распространения вид относится к тихоокеанскому географическому элементу арктической флоры водорослей. Обсуждаются пути миграции и время проникновения вида в Северный Ледовитый океан.

УДК 582.987 (571.1/5) © Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 4

В. М. Доронькин

СЕМЕЙСТВО *CUCURBITACEAE* В СИБИРИ

V. M. DORONKIN. THE FAMILY *CUCURBITACEAE* IN SIBERIA

Выявлен родовой и видовой состав сем. *Cucurbitaceae* во флоре Сибири. В настоящее время оно представлено 4 видами, относящимися к 4 родам, — *Actinostemma lobatum*, *Bryonia alba*, *Echinocystis lobata*, *Thladiantha dubia*. Последние 3 вида — в основном нитрофитные неофиты, а *Actinostemma lobatum* имеет в Сибири северо-западную границу распространения. Дан ключ для определения родов и видов.

Представители семейства тыквенных (*Cucurbitaceae* Juss.) произрастают преимущественно в тропических и субтропических районах в различных местообитаниях — от влажнотропических лесов до пустынь. Они издавна используются человеком как пищевые, лекарственные, культовые и декоративные растения не только в регионах их естественного произрастания, но и в более северных широтах, где являются заносными или культивируемыми (Jeffrey, 1980; Растительные..., 1986).

Во «Флоре СССР» (Васильченко, 1957) данное семейство представлено видами 14 родов, из которых виды 10 родов натурализовавшиеся, сорные и культивируемые как пищевые растения. В европейской флоре (Tutin, 1968) отмечены виды 8 родов, все они культивируемые и натурализовавшиеся. На российском Дальнем Востоке (Пробатова, 1987) произрастают виды 9 родов, из которых виды 2 родов натурализовавшиеся, а виды 4 родов выращиваются как бахчеовощные. Во флоре Казахстана (Ролдугин, 1972) отмечены виды 4 родов, из которых 3 рода — неофиты, а в роде *Bryonia* L. из 3 видов 1 неофит.

Во флоре Сибири представители этого семейства ранее не указывались (Попов, 1957, 1959; Крылов, Сергиевская, 1964; Королева и др., 1973; Определитель..., 1974; Флора..., 1979). Лишь в последнее время появились публикации об их находках (Золотухин, 1983; Красноборов, Иваровский, 1987; Назимова, Степанов, 1988; Федотова, 1988; Плотников, 1992).

В связи с подготовкой серийного издания «Флора Сибири», накоплением полевого и гербарного материалов в настоящее время на данной территории выявлены следующие роды (каждый из которых представлен здесь 1 видом): *Actinostemma* Griff., *Bryonia* L., *Echinocystis* Torr. et Gray, *Thladiantha* Bunge. В этот список не включены виды, повсеместно культивируемые как бахчеовощные: *Citrullus* Schrad. (арбуз), *Cucurbita* L. (тыква), *Cucumis* L. (огурец), *Melo* Mill. (дыня).

В роде *Actinostemma* Griff., согласно различным источникам, насчитывается от 1 (Willis, 1973) до 10 видов (Пробатова, 1987). Ареал рода простирается от Индии до Японии, включая Гималаи. Для территории Сибири впервые выявлен вид *A. lobatum* (Maxim.) Maxim. ex Franch. et Savat. (актиностемма лопастная), ареал которого охватывает российский Дальний Восток, Восточную и Юго-Восточную Азию (Северо-Восточный Китай, Японию, о-в Тайвань, Индо-Китай). Собран: Читинская обл., Нерчинско-Заводской р-н, окр. пос. Ишага, 10 VIII 1986, Е. Рыбинская. Это крайняя северо-западная точка ареала (52°43′ с. ш., 119°56′ в. д.). Вид произрастает на влажных экотопах по песчаным берегам рек и озер, изредка — на болотистых лугах.

Род *Bryonia* L. включает в себя 4 вида (Willis, 1973). Распространен в Европе, на Кавказе, в Северной Африке, Средиземноморье, Юго-Западной и Средней Азии. Для территории Сибири впервые указывается *B. alba* L. (переступень белый). Собран: Алтай, Третьяковский р-н, окр. г. Змеиногорска, 18 VIII 1919, В. Верещагин. В настоящее время это самое северное местонахождение вида (50°30′ с. ш., 82°23′ в. д.).

Род *Echicystis* Torr. et Gray включает в себя от 15 (Willis, 1973) до 30 видов (Пробатова, 1987). Его ареал охватывает в целом почти всю территорию Северной Америки. Естественный ареал *E. lobata* (Michx.) Torr. et Gray (эхиноцистиса лопастного) в Северной Америке доходит до 53° с. ш., 113° з. д., простирается от юга Канады до штата Техас (США). Произрастает в пойменных лесах, на опушках, в сырых местах среди кустарников, по берегам рек и крупных ручьев, влажным берегам озер (Slavik, Lhotska, 1967).

Впервые *E. lobata* был отмечен в Европе на территории Румынии (1904 г.), позднее — в Венгрии (1913 г.), Австрии, Германии, Швеции (1922 г.), Чехословакии (1933 г.), Югославии (1945 г.), Польше (1954 г.). На территории СССР впервые отмечен в 1929 г., на Украине — в Карпатах (Slavik, Lhotska, 1967), позднее распространился по верховью р. Днестр (Васильченко, 1957) и более широко — по европейской части СССР (Скворцов, 1973; Гусев, 1976, 1977а, б; Протопопова, 1978; Цвелев, 1979). На российском Дальнем Востоке указывался ранее только в окр. г. Владивостока (Васильченко, 1957). В настоящее время вид распространился по южным и юго-западным районам Сахалина (Пробатова, 1987). В Средней Азии отмечено появление этого вида в Южном Казахстане (Камелин, 1971). Вид встречается здесь в местообитаниях двух типов — на берегах рек и больших ручьев, которые экологически сходны с естественными местообитаниями его в Северной Америке, а также на мусорных и других рудеральных местах. Появился этот вид, по всей вероятности, как интродуцент через ботанические сады или при коллекционировании любителями экзотики.

В Сибири появление этого вида как неофита, видимо, произошло в конце 70-х—начале 80-х годов. В настоящее время он занимает чаще всего рудеральные местообитания как нитрофит вокруг крупных городов, населенных пунктов на юге Сибири; кроме того, он зафиксирован на территории Алтайского государственного заповедника (Золотухин, 1983). Однако уже отмечено его произрастание и в более северных широтах: Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, 53°13′ с. ш., 93°31′ в. д. (Назимова, Степанов, 1988); Якутия, Ленский р-н, пойма р. Лены, окр. пос. Крестовское, 59°44′ с. ш., 118°48′ в. д. (Пробатова, 1987) (это сейчас самая северная точка его произрастания).

E. lobata обнаружен автором (июль, 1990 г.) довольно далеко от жилья человека: Курганская обл., Целинный р-н, в пределах 30 км от пос. Усть-Уйское в береговых зарослях *Salix triandra* L., где *E. lobata* поднимается по кронам деревьев и кустарников на несколько метров. Один из способов распространения *E. lobata* — гидрохория, что позволяет растениям расселяться на значительные расстояния от населенных пунктов. Аналогичные места произрастания *E. lobata* отмечены и в Чехословакии (Slavik, Lhotska, 1967).

Проникновение *E. lobata* в Среднюю Азию произошло при переселении крестьян с Украины (Камелин, 1971). Появление этого вида в Сибири связано с расширением границ туризма (Золотухин, 1988) и интенсивным развитием огородничества.

E. lobata — источник опасного вирусного заболевания — огуречной мозаики Cucumis virus 1 (Doolittle) Smith, передаваемого через семена (Doolittle, Gilbert, 1919).

Род *Thladiantha* Bunge включает в себя от 15 (Willis, 1973) до 25 видов (Пробатова, 1987). Распространен в Центральной, Восточной и Юго-Восточной Азии. Для территории бывшего СССР отмечается *T. dubia* Bunge (тладианта сомнительная). Ареал этого вида охватывает российский Дальний Восток, Восточную Азию (Северо-Восточный Китай и п-ов Корея); кроме того, вид натурализовался в Европе (Tutin, 1968) и Японии (Ohwi, 1965). Мезофит, произрастающий среди кустарников в поймах рек, на рыхлых песчаных отложениях морских побережий. Вид используется как лекарственное и декоративное растение.

Для Сибири *T. dubia* отмечен в Курганской обл. (Федотова, 1988), но без точного указания мест произрастания. Собран: Курганская обл., Притобольный р-н, окр. пос. Звериноголовский, 19 VIII 1989, М. Ломоносова. Здесь *T. dubia* — нитрофильный неофит, произрастающий по сорным местам заброшенных поселков. Ранее, по всей вероятности, выращивался как лекарственное и декоративное растение.

Далее приведен ключ для определения родов и видов сем. *Cucurbitaceae* в пределах Сибири.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ И ВИДОВ СЕМ. *CUCURBITACEAE* ФЛОРЫ СИБИРИ

1. Стебли голые или опушенные простыми волосками. Плоды более 2 см дл., от зеленых до желтоватых (при созревании могут краснеть). Семена без каймы .... 2.

+ Стебли голые или опушенные шиповато-щетинистыми, с беловатыми основаниями волосками. Плоды около 1 см в диам., черные шаровидные ягоды. Семена с узкой каймой .... Bryonia (*B. alba*).

2. Усики ветвистые. Листья лопастные или раздельные, голые или жесткоопушенные. Зрелые плоды вскрывающиеся. Утолщений на корнях нет ..... 3.

+ Усики простые. Листья цельные, сердцевидно-яйцевидные, бархатистые. Зрелые плоды красные, не вскрывающиеся. Корни с клубневидными утолщениями .... *Thladiantha* (*T. dubia*).

3. Венчики 6-членные. Тычинки более или менее сросшиеся, в числе 3. Плоды около 5 см дл., вскрывающиеся разрывом вверху, покрытые по всей поверхности многочисленными щетинками ....*Echinocystis* (*E. lobata*).

+ Венчики 5-членные. Тычинки свободные, в числе 5. Плоды около 2 см дл., вскрывающиеся поперек крышечкой, в нижней части с мягкими опадающими шипиками .... *Actinostemma* (*A. lobatum*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильченко И. Т. Сем. Тыквенные — *Cucurbitaceae* Hall. // Флора СССР. М.—Л., 1957. Т. 22. С. 91—125.

Гусев Ю. Д. Адвентивные растения, новые для Витебской и Могилевской областей // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 3. С. 406—409.

Гусев Ю. Д. Материалы по адвентивной флоре Удмуртии // Бот. журн. 1977а. Т. 62. № 5. С. 691—694.

Гусев Ю. Д. О появлении новых растений в Ярославской и Костромской областях // Нов. сист. высш. раст. 1977б. Т. 14. С. 227—230.

Золотухин Н. И. Адвентивные растения на территории Алтайского заповедника // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 11. С. 1528—1533.

Золотухин Н. И. Пути проникновения адвентивных растений на территорию Алтайского заповедника // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Тез. докл. VIII Делегатск. съезда ВБО. Алма-Ата, 1988. С. 419.

Камелин Р. В. К познанию адвентивной флоры Средней Азии и Южного Казахстана // Нов. сист. высш. раст. 1971. Т. 8. С. 282—284.

Королева А. С., Красноборов И. М., Пеньковская Е. Ф. Определитель растений Новосибирской области. Новосибирск, 1973. 368 с.

Красноборов И. М., Иваровский П. С. Растения Западной Сибири. Учебное пособие. Новосибирск, 1987. 104 с.

Крылов П. Н., Сергиевская Л. П. Флора Западной Сибири. Т. XII. Ч. 2. Томск, 1964. С. 3255—3550 + L.

Назимова Л. И., Степанов Н. В. Новые и редкие виды во флоре Красноярского края // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 1761—1763.

Определитель высших растений Якутии / Под ред. А. И. Толмачева. Новосибирск, 1974. 543 с.

Плотников Н. А. Конспект флоры Омской области. Деп. в ВИНИТИ РАН. М., 1992. № 1762-В92. 70 с.

Попов М. Г. Флора Средней Сибири. М.—Л., 1957, 1959. Т. 1, 2. 918 с.

Пробатова Н. С. Сем. Тыквовые — *Cucurbitaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевича. Л., 1987. Т. 2. С. 131—137.

Протопопова В. В. Адвентивні рослини лісостепу і степу Украіни. Київ, 1978. 226 с.

Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Paeoniaceae—Thymelaeaceae*. Л., 1986. 336 с.

Ролдугин И. И. Сем. Тыквенные — *Cucurbitaceae* Juss. // Иллюстрированный определитель растений Казахстана / Под ред. В. П. Голоскокова. Алма-Ата, 1972. Т. 2. С. 298—299.

Скворцов А. К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области. II // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1973. Вып. 88. С. 30—35.

Федотова К. П. Флора Курганской области. Курган, 1988. 111 с.

Флора Центральной Сибири. Т. 1, 2 / Под ред. Л. И. Малышева, Г. А. Пешковой. Новосибирск, 1979. 1048 с.

Цвелев Н. Н. О некоторых редких и заносных растениях европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. 1979. Т. 16. С. 201—207.

Doolittle S. P., *Gilbert W. W.* Seed transmission of Cucurbit mosaic by the wild cucumber // Phytopathology. 1919. N 9. P. 326—327.

Jeffrey C. A review of the *Cucurbitaceae* // Bot. Journ. Linn. Soc. (London). 1980. Vol. 81. N 3. P. 233—247.

Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. IX + 1067 p.

Tutin T. G. *Cucurbitaceae* // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 297—299.

Slavik B., *Lhotska M.* Chorologie und Verbreitungsbiologie von *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray mit besonder Berücksichtigung ihres Verkommens in der Tschechoslowakei // Folia Geobot. Phytotax. (Praha). 1967. Vol. 2, 3. P. 255—282.

Willis J. C. A dictionary of the flowering plants and ferns. 8 ed. (Revised by H. K. A. Shaw). Cambridge, 1973. XII + 1245 + LXVI p.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 13 X 1994

SUMMARY

The family *Cucurbitaceae* in Siberia is represented by four genera, each with one species: *Actinostemma* Griff., *Bryonia* L., *Echinocystis* Torr. et Gray, *Thladiantha* Bunge. Key for identification of the genera and species is constructed.

УДК 581.14(582.982)

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 4

Е. Ф. Марковская, В. А. Безденежных, Т. Г. Харькина

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПЛАСТОХРОННОГО ИНДЕКСА ДЛЯ ОПИСАНИЯ РОСТА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *CUCURBITACEAE*

E. F. MARKOVSKAYA, V. A. BEZDENEZHNYKH, T. G. KHARKINA. APPLICATION OF PLASTOCHRON INDEX FOR THE GROWTH DESCRIPTION IN THE MEMBERS OF THE *CUCURBITACEAE*

Показана возможность использования пластохронного индекса (PI) для описания роста побегов представителей сем. *Cucurbitaceae*. Растения выращивали в контролируемых условиях: при различных сочетаниях температур дня и ночи в пределах от 15 до 35 °С, освещенности 100 Вт/м^2, фотопериоде 12 ч. У исследованных видов характер роста и заложения листьев имеет особенности (экспоненциальный характер «раннего роста», постоянство относительной скорости роста последовательных листьев, равенство последовательных пластохронов), позволяющие использовать PI для количественного определения роста побегов представителей сем. *Cucurbitaceae*. Обсуждаются возможные причины увеличения скорости заложения листьев со временем, что ограничивает возможность использования пластохронного индекса.

Временная организация процесса формирования листьев на побеге постоянно привлекает внимание исследователей (Сабинин, 1963; Ростовцева, 1984; Юсуфоф, 1985; Иванов, 1990, и др.). Для ее количественной оценки может быть использован такой показатель, как пластохрон, введенный E. Askenasy (1880). R. Erickson и F. Michelini (1957) предложили количественный показатель роста побега — «пластохронный индекс» (PI), позволяющий определять относительный рост листьев на побеге по следующей формуле (Erickson, Michelini, 1957):

$$\mathrm{PI} = n + \frac{\ln l_n - \ln R}{\ln l_n - \ln l_{n+1}}, \qquad (1)$$

где n — число листьев, длина которых превышает эталонную длину (R); $\ln R$, $\ln l_n$, $\ln l_{n+1}$ — натуральные логарифмы эталонной длины, длины индексного листа и длины следующего, более короткого листа соответственно.

Erickson и Michelini (1957) показали, что PI линейно связан с временем в течение периода вегетативного роста и, следовательно, может быть использован как заменитель оси времени во многих исследованиях. Однако, как считают авторы, использовать этот показатель можно в том случае, когда при росте листового аппарата соблюдаются следующие условия:

— экспоненциальный характер «раннего роста» листьев;

— равенство относительных скоростей роста последовательных листьев;

— равная продолжительность последовательных пластохронов.

Выполнение этих условий зависит от биологии вида и методов проведения экспериментов (Watson, Baptiste, 1938; Erickson, Michelini, 1957; Coleman, Greyson, 1976; Lamoreaux et al., 1978; Snyder, Bunce, 1983; Yourstone, Wallace, 1990b). Следовательно, в каждом конкретном случае необходимо выяснить возможности использования PI.

Цель работы — определение возможности использования пластохронного индекса в качестве шкалы развития побегов представителей сем. *Cucurbitaceae*.

Материал и методика

Изучали растения сем. *Cucurbitaceae*: огурец посевной *Cucumis sativus* L., сорт Алма-Атинский 1; дыня *Cucumis melo* L., сорт Золотистая 2; тыква *Cucurbita pepo* L. var. *pepo*, сорт Мазалевская 58; патиссон *Cucurbita pepo* L. var. *patisson* L., сорт Белый 13; кабачок *Cucurbita pepo* L. var. *giraumontia* Duch., сорт Ролик 300; эхиноцистис *Echinocystis lobata* L.

Растения выращивали в вазонах объемом 0.6 л методом песчаной проливной культуры при поливе модифицированным раствором Кнопа (pH = 6.2—6.4) до окончания роста 10-го листа. Опыты проводили в вегетационно-климатических шкафах ВКШ-73 при освещенности 100 Вт/м^2, влажности воздуха 60—70 %, концентрации CO_2 — 0.03 % об., фотопериоде 12 ч. Температура почвы соответствовала температуре воздуха, спектральный состав света — облучению лампами ДРЛФ-400.

Влияние различных сочетаний дневных ($T_д$) и ночных ($T_н$) температур выращивания от 15 до 35 °С (15/15, 15/25, 15/35, 25/25, 25/15, 35/15, 35/35, 20/20, 20/30, 30/20, 30/30, 25/35, 35/25 °С) исследовали на огурце. Остальные растения (дыню, тыкву, патиссон, кабачок, эхиноцистис) изучали при $T_д/T_н$ — 25/20 °С.

Длину листьев измеряли 3 раза в неделю на 10 особях каждого растения. Для всех вариантов опыта получили кривые роста последовательных листьев. Каждую кривую построили по средним величинам. В качестве примера представлены кривые роста листьев огурца при $T_д/T_н$ — 30/30 °С (рис. 1).

Для проверки характера роста листьев экспериментальные данные были соответствующим способом обработаны и аппроксимированы программой линейного регрессионного анализа в виде логистической функции

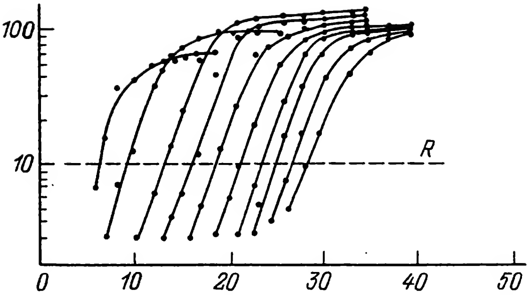


Рис. 1. Кривые роста листьев растений огурца, выращенных при $T_д/T_н$ – 30/30 °С.

Листья пронумерованы в порядке появления. По оси абсцисс — время, сут; по оси ординат — логарифм длины листа, мм.

$$\ln l_t = A_0 + A_1 \cdot t - A_2 \int_{t_0}^{t} l(t)\, dt,$$

где l_t — длина листа, см, в момент времени t; t — время, сут; t_0 — время появления листа, сут; A_0, A_1, A_2 — коэффициенты уравнения регрессии. Это позволило выяснить характер «раннего» роста листьев.

Для оценки двух последующих тезисов — о постоянстве скорости роста и величины пластохронов — использовался ряд общепринятых формул. Так, значения максимальной относительной скорости роста листьев (V_{max}, %/сут) и продолжительности экспоненциальной фазы роста листьев (T, сут) мы рассчитали, используя коэффициенты A_1 полученных уравнений регрессий, по формулам

$$V_{max} = 50 \cdot A_1,\ T = 5.8889/A_1,$$

а пластохронные индексы — по формуле Эриксона (1).

Для графической иллюстрации рассматриваемых положений построили графики зависимости PI от времени для каждого варианта опыта (рис. 2).

Обработку экспериментальных данных проводили на ЭВМ Искра-1256 и IBM PC AT.

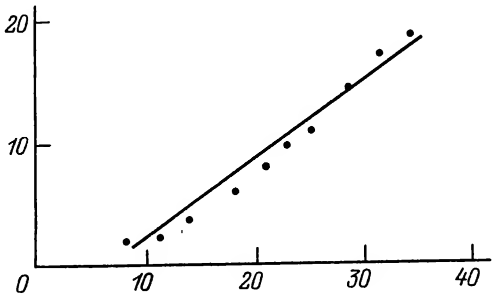


Рис. 2. Зависимость пластохронного индекса растений огурца от количества дней после посадки при $T_д/T_н$ – 25/25 °С.

Листья пронумерованы в порядке появления. По оси абсцисс — время, сут; по оси ординат — пластохронный индекс (PI).

Результаты

Установление типа «раннего» роста листьев. Исходные данные изменения длины листа во времени описаны при помощи логистической функции, начальная и средняя части которой соответствуют логарифмической кривой. На рис. 1 представлены данные, полученные при 30/30 °С на огурце; аналогичные кривые роста листьев получены и при других сочетаниях температур дня и ночи. Коэффициенты множественной детерминации (r^2) уравнений для последовательных листьев колеблются от 0.99 до 1.00. Это означает, что исследуемая зависимость носит линейный характер и «ранний» рост листьев является экспоненциальным.

Продолжительность периода экспоненциального роста варьирует в зависимости от условий выращивания (см. таблицу). Если при увеличении температуры от 15 до 30 °С она уменьшается, то дальнейшее повышение температуры до 35 °С приводит к увеличению продолжительности этого периода роста. Существенное влияние температуры, фотопериода, интенсивности света и уровня азотного питания на продолжительность экспоненциальной фазы роста листьев было отмечено F. Snyder, J. Bunce (1983) на *Glycine max* (L) Merr. и K. Yourstone, D. Wallace (1990a) на листьях *Phaseolus vulgaris* L. Увеличение напряженности этих факторов приводило к увеличению продолжительности этой фазы.

Для определения пластохронного индекса необходимо установить значение эталонной длины листа (R в уравнении (1)). Эта величина должна быть такой, чтобы l_n и l_{n+1} были измеримыми и находились в пределах периода экспоненциального роста. Из-за изменения продолжительности этого периода роста под действием условий среды R должно быть по возможности наименьшей длиной n-го листа, но чтобы при этом длина следующего ($n + 1$)-го листа (l_{n+1}) была тоже измеримой. В наших опытах при $l_n = 10$ мм l_{n+1} находилась в пределах от 3 до 9 мм. Таким образом, $l_n = 10$ мм была выбрана как R. Пластохрон определяли как время (в сут), необходимое последовательным листьям для достижения эталонной длины 10 мм.

Проверка равенства скоростей роста. Известно, что температура оказывает существенное влияние на скорость роста листьев (см. таблицу). Однако в пределах одного температурного варианта скорость роста листьев растений является относительно постоянной величиной, что позволяет рассчитать значения средней максимальной относительной скорости роста последовательных листьев. Различия между температурными вариантами были незначительными (см. таблицу), и отклонения от средней величины в пределах одного варианта опыта составили 2.6—4.9 %/сут. О постоянстве скоростей роста свидетельствует и параллельность линейных участков кривых роста листьев (рис. 1).

По мнению Yourstone и Wallace (1990a), отклонения в расчетах PI, связанные с неравенством скоростей роста последовательных листьев, незначительны, так как зависят только от ошибки расчета дробной части PI.

Проверка равенства продолжительности пластохронов. График изменения значения PI во времени для одного температурного варианта представлен на рис. 2. Аналогичная линейная зависимость получена и для большинства других температурных режимов у растений огурца, а также у других исследуемых растений, о чем свидетельствуют высокие коэффициенты детерминации уравнений зависимости PI от времени в этих вариантах опыта ($r^2 = 0.94$—1.00). Таким образом, в исследуемый период онтогенеза у видов сем. *Cucurbitaceae* заложение листьев происходит примерно через равные интервалы времени, т. е. последовательные пластохроны имеют равную продолжительность, хотя в зависимости от вида эта продолжительность варьирует. Поскольку наклон графика изменения PI во времени (рис. 2) может рассматриваться как показатель скорости развития метамера, для расчета этого показателя необходимы всего два измерения PI. Однако для некоторых вариантов опыта (*Cucumis sativus* при $T_д/T_н$ — 35/25, Максимальная относительная скорость роста, продолжительность экспоненциальной фазы роста листьев и пластохрон растений *Cucumis sativus*, выращенных при различных сочетаниях температур дня ($T_Д$) и ночи ($T_Н$)

$T_Д$ /$T_Н$, °C	Максимальная относительная скорость роста листьев, %/сут	Продолжительность экспоненциальной фазы роста листьев, сут	Пластохрон, сут
15/15	10.6 ± 3.3	29.6 ± 11.6	8.1 ± 2.6
15/25	17.5 ± 4.4	15.3 ± 2.1	4.1 ± 1.1
15/35	13.5 ± 2.8	21.9 ± 3.9	4.9 ± 1.9
25/25	20.7 ± 4.9	11.3 ± 1.1	3.3 ± 1.4
25/15	18.3 ± 3.4	15.6 ± 1.7	4.0 ± 1.9
35/35	21.2 ± 2.9	13.1 ± 0.9	3.5 ± 0.5
35/15	15.6 ± 2.9	17.1 ± 2.0	4.2 ± 0.9
30/30	25.9 ± 2.6	10.5 ± 0.9	2.3 ± 0.9
30/20	17.9 ± 4.1	13.1 ± 1.1	3.5 ± 1.3
20/30	16.5 ± 4.4	13.7 ± 1.1	4.6 ± 0.7
20/20	15.3 ± 3.1	17.4 ± 2.3	4.1 ± 1.3
35/25	22.3 ± 4.7	13.2 ± 1.2	3.1 ± 1.0
25/35	23.4 ± 3.0	9.7 ± 1.0	2.1 ± 0.5

25/35, 20/20 °C) связь между PI и временем на более поздних этапах развития становится нелинейной (коэффициенты детерминации r^2 уравнений зависимости PI от времени с включением квадратичной переменной для времени в этих вариантах опыта были ≈1.00).

Обсуждение

Проведенные исследования показали, что PI может быть использован как показатель роста побегов представителей сем. *Cucurbitaceae*, выращенных в различных условиях среды. Характер заложения и роста листьев представителей этого семейства отвечает требованиям, выполнение которых необходимо для применения PI: в исследуемый период онтогенеза «ранний рост» листьев носит экспоненциальный характер, относительная скорость роста последовательных листьев — постоянная величина и стабильны значения пластохронов. Однако эти условия в некоторых температурных вариантах на более поздних этапах развития не выполняются. Отмечаются увеличение скорости заложения листьев и уменьшение скорости роста листьев после формирования 10-го листа. Есть данные других авторов об изменении величины пластохрона в онтогенезе, в частности об уменьшении пластохрона при переходе к репродуктивному развитию (Coleman, Greyson, 1976; Charles-Edwards et al., 1979; Бернье и др., 1985; Jamadagni, Sengupta, 1989; Yourstone, Wallace, 1990b), при смене типов питания (Ростовцева, 1976). R. Maksymowich и R. Erickson (1960) связывают уменьшение скорости роста листьев после появления 13-го листа у *Xantium italicum* Moretti с недостаточным объемом корнеобитаемой среды. При переносе растений в больший сосуд в их опытах скорость появления листьев восстанавливалась. Проведенные ранее исследования и наблюдения за состоянием растений огурца свидетельствуют о том, что ко времени формирования 8—10-го листа отмечаются влияние ограничения объема корнеобитаемой среды на рост и развитие растений (Харькина, 1990) и появление первых цветков, что и могло привести к ускорению развития. Расчет величины пластохрона показал (Марковская и др., 1991), что в определенном диапазоне температур функционирование апекса в онтогенезе огурца постоянно и не зависит от репродуктивного развития. Поскольку ограничение со стороны корневой системы и формирование репродуктивных органов совпадали по времени, для вычленения их раздельного влияния требуются дополнительные эксперименты. Возможно, что на развитие видов сем. *Cucurbitaceae* более значимое влияние оказывает ограничение объема корнеобитаемой среды.

Для каждого из испытанных температурных режимов отмечается постоянство значений пластохрона в процессе развития растений. Эта закономерность является одним из важных условий правомочности применения PI. Однако при варьировании условий, что обычно имеет место в природе, его использование ограничивается. Так, K. Handa и S. Yong Son (1974) сделали вывод о возможности применения PI для растений *Glycine max* при проведении опытов в тепличных условиях, а J. Vendeland с соавт. (1982) отметили, что PI нельзя использовать для растений *Glycine max*, выращиваемых в полевых условиях в засушливый период. Однако если условия среды неблагоприятны, но достаточно постоянны, то даже в полевых экспериментах использование PI возможно. Так, в нашей работе при исследовании длительного действия различных сочетаний температур были получены стабильные значения пластохрона, хотя в зависимости от условий выращивания пластохрон варьировал значительно (см. таблицу).

Таким образом, пластохронный индекс можно применять в исследованиях роста представителей сем. *Cucurbitaceae* в качестве шкалы развития в достаточно широком диапазоне температур с учетом установленных ограничений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бернье Ж., Кине Ж. М., Сакс Р. Физиология цветения. Т. 2. Переход к репродуктивному развитию. М., 1985. 320 с.

Иванов В. Б. Временная организация роста растений // Второй съезд Всесоюз. о-ва физиологов растений. Тез. докл. Минск, 1990. С. 36.

Марковская Е. Ф., Василевская Н. В., Сысоева М. И. Изменение температурной зависимости дифференциации апикальной меристемы в онтогенезе индетерминантного вида // Онтогенез. 1991. Т. 22. № 6. С. 634—638.

Ростовцева З. П. Рост и дифференциация органов растения. М., 1984. 153 с.

Ростовцева З. П. Цитологическая характеристика функциональности верхушечной меристемы в связи с органогенезом. М., 1976. 41 с.

Сабинин Д. А. Физиология развития растений. М., 1963. 195 с.

Харькина Т. Г. Влияние объема корнеобитаемой среды (объем вазона) на рост целого растения огурца // Тез. докл. Всерос. науч. студ. конф. «Экология Севера». Сыктывкар, 1990. С. 43—44.

Юсуфов А. Г. Лекции по эволюционной физиологии растений. М., 1985. 104 с.

Askenasy E. Über eine neue Methode, um die Vertheilung der Wachsthumsintensität in wachsenden Theilen zu bestimmen // Verh. Naturh.-medic. Ver. Heidelberg. 1880. Bd 2. S. 70—153.

Charles-Edwards D. A., Cockshull K. E., Horridge Y. S., Thornley L. Y. H. M. A model of flowering in *Chrysanthemum* // Ann. Bot. 1979. Vol. 44. N 5. P. 557—566.

Coleman W. K., Greyson R. I. The growth and development of the leaf in tomato (*Lycopersicon esculentum*). 1. The plastochron index, a suitable basis for description // Can. J. Bot. 1976. Vol. 54. P. 2421—2428.

Erickson R. O., Michelini F. J. The plastochron index // Amer. J. Bot. 1957. Vol. 44. N 4. P. 297—304.

Handa K., Yong Son S. On the expression of plant age of soybean by means of plastochron index // Proc. Crop. Sci. Soc. Japan. 1974. Vol. 43. P. 8—28.

Jamadagni B. M., Sengupta U. K. Evaluation of plastochron ratio in groundnut (*Arachis hypogaea*) in field condition // Ind. J. Agr. Sci. 1989. Vol. 59. N 12. P. 807—810.

Lamoreaux R. J., Chaney W. R., Brown K. M. The plastochron index. A review after two decades of use // Amer. J. Bot. 1978. Vol. 65. N 8. P. 586—593.

Maksymowych R., Erickson R. O. Development of the lamina in *Xanthium italicum* Moretti represented by the plastochron index // Amer. J. Bot. 1960. Vol. 47. N 6. P. 451—459.

Snyder F. W., Bunce J. A. Use of the plastochron index to evaluate effects of light, temperature and nitrogen on growth of soya bean (*Glycine max* (L.) Merr.) // Ann. Bot. 1983. Vol. 52. P. 895—903.

Vendeland J. S., Sinclair T. R., Spaeth S. C., Cortes P. M. Assumptions of plastochron index. Evaluation with soya bean under field drought condition // Ann. Bot. 1982. Vol. 50. P. 673—680.

Watson D. J., Baptiste E. C. D. A comparative physiological study of sugar-beet and mangold with respect to growth and sugar accumulation. 1. Growth analysis of crop in the field // Ann. Bot. 1938. Vol. 2. P. 437—480.

Yourstone K. S., Wallace D. H. Effects of photoperiod and temperature on rate of node development in indeterminate bean //J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1990a. Vol. 115. N 5. P. 824—828.

Yourstone K. S., Wallace D. H. Application of plastochron index to common bean grown in controlled environments // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1990b. Vol. 115. N 5. P. 820—823.

Институт биологии КНЦ РАН
Петрозаводск

Получено 9 VI 1994

SUMMARY

This study was undertaken to determine whether plastochron index (PI) can be applied to the members of the *Cucurbitaceae* to quantify shoot development. The expansion of each leaf on every plant tested was measured over time to determine whether the growth pattern of each leaf fits the assumption of the PI. Plants were grown in controlled environments: varing combinations of day and night temperature within the limits from 15 to 35 °C, light intensity 100 W/m^2, 12 hr of daylength. Early leaf expansion was exponential in all environments. Expansion rates of successive leaves were also similar. Exponential growth pattern and equal rates of expansion validate the calculation of the PI. The possible reasons for the increase in the rate of leaf initiation with time, which precludes the use of the PI, are discussed.

УДК 581.5

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 4

А. В. Стром

КЛАССИФИКАЦИЯ ОСТРООСОКОВЫХ И ДЕРНИСТОЩУЧКОВЫХ ЛУГОВ СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ[1]

A. V. STROM. CLASSIFICATION OF THE *CAREX ACUTA* AND *DESCHAMPSIA CESPITOSA* MEADOWS IN THE NORTH-WEST OF EUROPEAN PART OF RUSSIA

В результате обработки 86 описаний остроосоковых и 111 описаний щучковых лугов на территории Северо-Запада европейской части России выделены 1 ассоциация остроосочников и 3 ассоциации щучников. При выделении растительных ассоциаций использовались группы взаимосопряженных видов.

Целью настоящей работы была разработка классификации остроосоковых и дернистощучковых лугов, широко распространенных в лесной зоне. Материал для работы был собран в основном на Северо-Западе России — в Ленинградской, Новгородской, Псковской областях, а также на территориях Вологодской, Московской, Владимирской, Архангельской, Горьковской (ныне Нижегородской), Калининской (ныне Тверской) областей и Карелии.

---

[1] Работа поддержана грантом «Система категорий и методы классификации фитоценозов» программы «Биологическое разнообразие».

Остроосочники и щучники Северо-Запада относительно слабо исследованы; подробные сведения об этих лугах имеются для Карелии (Раменская, 1958), Прибалтики, Ленинградской обл. (Сабардина, 1957; Матвеева, 1967) и для более северо-восточных районов — запада Вологодской обл. (Абрамова, 1959), Коми АССР, поймы р. Вычегды (Котелина, Хантимер, 1959).

Объем использованного материала: 86 геоботанических описаний остроосоковых лугов и 111 геоботанических описаний щучковых лугов; описания были сделаны за период с 1976 по 1990 г. сотрудниками Северо-Западной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН В. И. Василевичем, Т. В. Бибиковой, С. Г. Самбуком.

Остроосоковые луга приурочены к пониженным участкам речных пойм, сырым берегам озер и заболоченным низинам. Высокое постоянство в совокупности описаний остроосоковых лугов имеет небольшое число видов: *Galium palustre*,[2] *Lysimachia vulgaris*, *Comarum palustre*, *Carex vesicaria*, *Filipendula ulmaria*, *Equisetum fluviatile*. Общий список включает в себя 179 видов высших растений; характерна небольшая видовая насыщенность сообществ; число видов в описании колеблется от 4 до 31, в среднем — 13. *Carex acuta* (*Carex gracilis*) — мезофит, не требовательный к минеральному питанию (Раменская, 1958), но зависящий в своем развитии от проточности и трофности вод.

Deschampsia cespitosa имеет широкую экологическую амплитуду и является устойчивым доминантом в связи с продолжительным жизненным циклом. Щучка чаще всего произрастает во влажных и сыроватых местообитаниях на минеральных, торфянистых, оглеенных, оподзоленных и без признаков оглеения и оподзоливания почвах различного механического состава и широкой амплитуды богатства (Чижикова, 1963). Щучка хорошо выносит пастбищный режим, при умеренном выпасе активно разрастается и может доминировать в местах, где обычно вытесняется другими видами. Таким образом, в условиях выпаса широта экологического диапазона щучки проявляется наиболее полно.

Классификацию лугов решено было начать с выявления связей, или сопряженностей, между видами, для того чтобы проверить флористическую однородность совокупности сообществ (Goodall, 1953). Отсутствие значимых межвидовых сопряженностей означает, что виды распределены независимо друг от друга в данной группе описаний, а это позволяет предполагать, что условия среды одинаковы для всех видов в пределах этой группы.

Для изучения межвидовой сопряженности было отобрано 19 видов растений остроосоковых лугов с встречаемостью от 20 до 60 %. Использовать для этих целей более постоянные виды не имело смысла, так как они являются общими для всех сообществ. Редкие виды также малопригодны, поскольку их распределение в большой степени подвержено случайностям.

В качестве меры сопряженности использовался критерий χ^2. Исследовалась корреляция присутствия и отсутствия видов в описаниях. Данные обрабатывались с помощью таблицы сопряженности 2 × 2 (Грейг-Смит, 1967). Из общего числа произведенных вычислений для 171 пары видов остроосоковых лугов только в 6 случаях величина связей превысила табличные значения для 5 %-го уровня значимости, что меньше числа связей, величина которых соответствует этому уровню благодаря чистой случайности. Таким образом, совокупность сообществ остроосоковых лугов флористически однородна и рассматривается в рамках одной ассоциации — Caricetum acutae, являющейся синонимом ассоциации Caricetum gracilis Almquist 1929 класса Phragmiti-Magnocaricetea Klika 1941, выделяемой последователями школы Браун-Бланке по одному характерному виду — *Carex gracilis*, имеющему высокое обилие.

---

[2] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

ТАБЛИЦА 1

Диагностическая таблица синтаксонов щучковых лугов Северо-Запада европейской части России

Виды	Ассоциации		
	Filipendulo-Deschampsietum	Trifolio repens—Deschampsietum	Agrostio tenuis—Deschampsietum
	число описаний		
	47	24	35
Постоянные виды			
Ranunculus acris	IV 2	V 4	IV 2
Poa pratensis	III 4	IV 4	IV 2
Achillea millifolium	III 1	IV 1	IV 2
Stellaria graminea	II +	III +	III +
Carex leporina	II 2	IV 1	III 1
Luzula multiflora	II 1	II +	IV 1
Ranunculus repens	II 14	II 3	I 3
Carex nigra	III 6	III +	II 2
Juncus filiformis	III 4	II 1	II 2
J. effusus	II 3	I +	I 3
Виды, дифференцирующие ассоциации			
Filipendula ulmaria	V 6	IV 3	II 3
Lysimachia vulgaris	IV 2	I +	I 1
Geum rivale	III 4	III 2	I 1
Galium uliginosum	IV 1	I +	II +
Trifolium repens	I 2	V 8	III 3
T. pratense	I 1	V 3	III 2
Leontodon autumnalis	I +	V 1	I 1
Agrostis tenuis	II 4	III 5	IV 10
Anthoxanthum odoratum	II 2	III 6	V 6
Centaurea jacea	II 3	III 1	V 4
Carex pallescens	III 1	II 1	IV 2
Vicia cracca	III 1	IV 1	IV 1
Phleum pratense	IV 2	IV 3	V 4
Leucanthemum vulgare	II 1	II 1	IV 2
Veronica chamaedrys	II 1	II 1	IV 1
Lathyrus pratensis	III 1	III 1	III 2
Potentilla erecta	III 3	II 2	III 5
Festuca pratensis	II 3	II 4	III 4
Alchemilla acutiloba	II 3	II 4	III 5

Примечание. Римские цифры — классы постоянства, арабские — среднее проективное покрытие, %; «+» — проективное покрытие около 1 %.

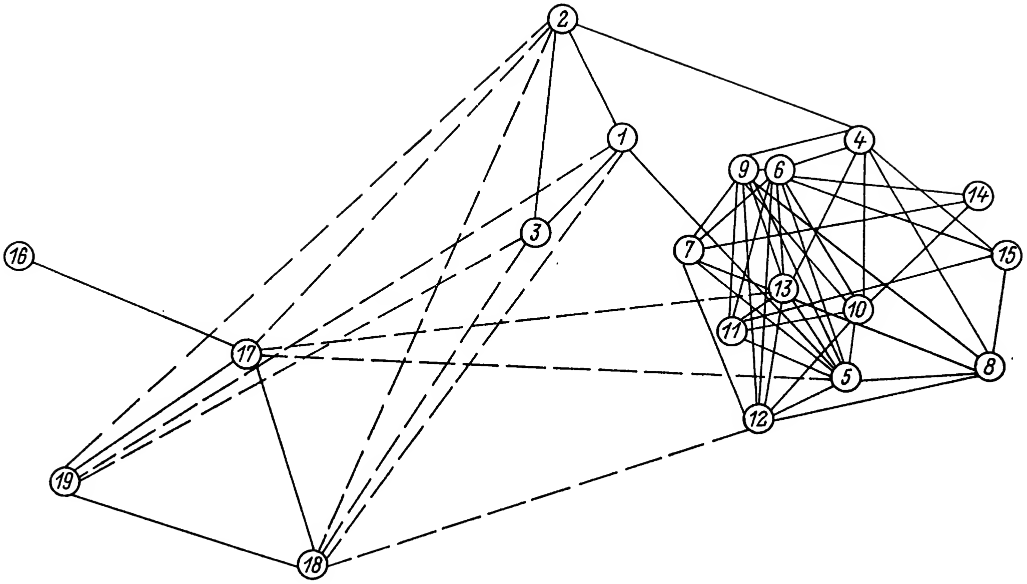
Часто встречающиеся виды остроосоковых лугов (*Lysimachia vulgaris*, *Comarum palustre*, *Carex vesicaria*, *Filipendula ulmaria*, *Equisetum fluviatile*, *Phalaroides arundinacea*, *Calamagrostis neglecta*, *Carex rostrata*) в отдельных описаниях имеют высокое проективное покрытие и являются содоминирующими с *Carex acuta*.

ТАБЛИЦА 2

Величины связи между основными видами щучковых лугов, вычисленные с использованием критерия χ^2

Виды	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*
1. Trifolium repens	/	13.7	13.3		4.6													**4.5**	**22.8**
2. T. pratense		/	4.3	7.4										**4.3**			**5.5**	**4.08**	**21.3**
3. Leontodon autumnalis			/															**9.4**	**6.5**
4. Vicia cracca				/		20.1		4.03	10.4	4.3			5.4		9.5				
5. Anthoxanthum odoratum					/	5.3	7.3	12.2	9.5	5.3	7.01	10.1	16.03				9.8		
6. Centaurea jacea						/	14.2		28.9	11.8	7.1	5.6	14.6	5.2	5.2				
7. Veronica chamaedrys							/		16.6			8.8	8.04	5.4					
8. Festuca pratensis								/	8.1			6.6	4.44		12.9				
9. Leucanthemum vulgare									/	6.2	4.9	4.43	8.55						
10. Carex pallescens										/	6.9	5.96		7.09					
11. Phleum pratense											/		17.04		4.17				
12. Alchemilla acutiloba												/	4.73					**4.52**	
13. Agrostis tenuis													/				**4.69**		
14. Potentilla erecta														/					
15. Lathyrus pratense															/				
16. Geum rivale																/	4.07		
17. Filipendula ulmaria																	/	6.44	5.73
18. Galium uliginosum																		/	4.66
19. Lysimachia vulgaris																			/

Примечание. Для удобства приводятся только значения, превышающие 5 %-й уровень значимости ($P_{0.05} = 3.84$). Полужирные цифры — χ^2 в случаях, когда число наблюдаемых встреч меньше теоретически ожидаемых.



Граф, построенный по данным табл. 2 в масштабе расстояний $(\chi^2_{\max} - \chi^2)^2/100$ (в случаях, когда число наблюдаемых встреч меньше числа теоретически ожидаемых, значениям критерия χ^2 присваивается знак «минус»).

Цифры соответствуют номерам в табл. 2. Сплошные линии — значения критерия χ^2 в случаях, когда число наблюдаемых встреч больше теоретически ожидаемых; штриховые — условно отрицательные значения критерия χ^2.

Е. П. Матвеевой (1967) для Прибалтики выделено несколько группировок остроосочников с участием вышеназванных видов и отмечено, что эти группировки представляют собой сезонные и погодичные аспекты остроосоковой, а иногда и других близких по экологическому ряду формаций, но не являются определенно сформировавшимися ассоциациями. В Карелии М. Л. Раменской (1958) выделено 16 группировок остроосоковых лугов, из которых преобладающими являются почти чистые остроосочники.

А. З. Альтерман с соавт. (1973) использовали для деления совокупности описаний остроосочников методы количественной классификации. Результаты их исследований показывают, что изученные фитоценозы остроосоковой формации представляют собой таксономический континуум, что соответствует результатам, полученным в настоящей работе.

На основе изучения парных сопряженностей между видами щучковых лугов были выделены три группы взаимосвязанных видов. Состав этих групп показан в табл. 1, величины критерия χ^2 представлены в табл. 2, на рисунке графически изображены связи между видами.

В первую группу *Filipendula ulmaria* вошли виды сырых местообитаний, растущие на относительно богатых почвах. В отдельных сообществах этой группы высокое покрытие имеют такие влаголюбивые виды, как *Ranunculus repens*, *Carex nigra*, *Juncus filiformis*, *J. effusus*.

Вторая группа *Trifolium repens* включает в себя типичные луговые виды, относимые к пастбищным. *Trifolium pratense* выносит пастбищный режим, но только при условии умеренного выпаса, а *T. repens* превосходно выносит пастбищное вытаптывание, стравливание и более интенсивно разрастается, поскольку имеет способность к беспрерывному росту побегов в течение лета, является светолюбивым растением и предпочитает почвы, богатые органическим веществом (Матвеева, 1967).

Третья группа относительно разнородна по составу видов, в нее входят как типичные мезофиты (*Phleum pratense*, *Festuca pratensis*, *Lathyrus pratense*, *Vicia cracca* и др.), так и психромезофиты (*Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis tenuis*, *Potentilla erecta*), но последние характеризуются более высоким проективным покрытием.

Виды, имеющие высокое постоянство в совокупности описаний (*Anthoxanthum odoratum*, *Centaurea jacea*, *Festuca pratensis*, *Lathyrus pratensis*, *Phleum pratense*, *Trifolium pratense*, *Veronica chamaedrys*, *Vicia cracca*, *Alchemilla acutiloba*, *Poa pratensis*), характерны для класса Molinio-Arrhenatheretea R. Tx. 1937 (Szata..., 1977), поэтому описываемые луга относятся именно к этому классу.

Совокупность описаний щучковых лугов была разделена на три группы в соответствии с бо́льшим или меньшим присутствием в описании видов указанных групп. Относительно четко выделились две группы сообществ, в которых присутствуют преимущественно виды первой (*Filipendula ulmaria*) и второй (*Trifolium repens*) групп. Виды третьей группы в большой степени характерны для всей совокупности сообществ. Существенность различий во флористическом составе выделенных групп была подтверждена с помощью критерия Кокрена; этот критерий подробно описан в статье В. И. Василевича (1985).

Данные большинства авторов показывают, что щучковые луга выходят далеко за рамки одной формации, выделяемой сторонниками доминантной классификации. Так, например, Матвеева (1967) для Прибалтики рассматривает щучковые луга в пределах 4 классов формаций. Если воспользоваться предложенной ею классификацией, то выделенные ассоциации, описание которых приводится далее, можно отнести к 3 классам формаций.

1. Асс. **Filipendulo-Deschampsietum ass. nov.** Эта ассоциация приурочена к понижениям с довольно значительным застойным увлажнением и относительно богатыми почвами. Характеризуется высоким постоянством в описаниях видов сырых лугов (*Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Carex nigra*, *Juncus filiformis* и др.); кроме того, с невысоким покрытием присутствуют виды настоящих лугов (*Phleum pratense*, *Vicia cracca*, *Festuca pratensis* и др.). По классификации Матвеевой (1967), эта ассоциация относится к лугам на переувлажненных торфянистых и минеральных почвах. Г. С. Сабардина (1957) для Латвии выделила 6 групп ассоциаций, описываемые луга соответствуют группе ассоциаций «щучники с согосподством болотно-луговых растений», для которых характерно преобладание наряду с болотно-луговыми и настоящих луговых видов. Выделенная ассоциация включает в себя описанные А. А. Ниценко (1955) для Ленинградской обл. гравилатово-щучковые и таволгово-щучковые луга.

Аналоги этой ассоциации можно найти и в работе Т. Г. Абрамовой (1959) по западным районам Вологодской обл. Автор выделяет влажнотравные щучники с присутствием влаголюбивых видов: *Geum rivale*, *Filipendula ulmaria*, *Carex nigra*, а также их пастбищный вариант — лютиковые щучники с обилием *Ranunculus repens*.

2. Асс. **Trifolio repens—Deschampsietum ass. nov.** Ассоциация носит вторичный характер, все виды группы *Trifolium repens* являются пастбищными растениями. Согласно классификации Матвеевой (1967), эту ассоциацию можно отнести к классу формаций «обедненные луга». Кроме видов дифференцирующей группы, довольно обильны и постоянны *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis tenuis*. Ассоциация развивается на относительно сухих местах под воздействием интенсивного выпаса. Для Вологодской обл. Абрамовой (1959) выделена аналогичная ассоциация — разнотравно-полевицевая с обилием манжетки и клеверов ползучего и лугового. Н. С. Котелина (Котелина, Хантимер, 1959) в пойме р. Вычегды описала развивающийся на пастбищах кульбабовый щучник, по составу травостоя близкий

к рассматриваемой ассоциации, но отличающийся от нее более высоким покрытием кульбабы *Leontodon autumnalis*.

3. Асс. Agrostis tenuis—Deschampsietum ass. nov. Эта ассоциация развивается на относительно сухих лугах, возвышенных участках в основном центральной поймы и иногда на лесных полянах. Преобладают психромезофиты (*Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis tenuis*, *Potentilla erecta*), но высокое постоянство имеют и мезофиты (*Phleum pratense*, *Vicia cracca*, *Centaurea jacea*, *Festuca pratensis*). По классификации Сабардиной (1957), для Латвии эту ассоциацию можно отнести к группе щучников с согосподством пустошно-луговых растений. Котелиной (Котелина, Хантимер, 1959) в пойме р. Вычегды описана аналогичная ассоциация — «щучник обыкновеннополевицевый».

В целом можно отметить, что исследуемые щучковые луга более сухие, чем описанные Раменской (1958) для Карелии, и ближе по своим характеристикам к лугам Прибалтики (Сабардина, 1957; Матвеева, 1967). Из 3 выделенных ассоциаций 2 относятся к классу формаций «обедненные луга» и приурочены к относительно сухим местообитаниям. Значительную роль в их развитии играет выпас. Что касается различий пойменных и материковых щучниковых лугов, то они слабо проявляются в составе и структуре травостоя, что позволяет объединять луга пойм и плакоров при выделении ассоциаций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Т. Г. Луга западных районов Вологодской области // Вестн. ЛГУ. 1959. № 12. С. 78—91.

Альтерман А. З., *Растригин Л. А.*, *Сабардина Г. С.* Алгоритм классификации растительных сообществ // Изв. АН ЛатвССР. 1973. № 3. С. 33—38.

Василевич В. И. Классификация сероольшатников Северо-Запада европейской части РСФСР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 731—741.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М., 1967. 360 с.

Котелина Н. С., *Хантимер И. С.* Луга Коми АССР. М.—Л., 1959. 266 с.

Матвеева Е. П. Луга Советской Прибалтики. Л., 1967. 335 с.

Нищенко А. А. Луга Ленинградской области и меры их улучшения // Вестн. ЛГУ. 1955. № 10. С. 3—14.

Раменская М. Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск, 1958. 400 с.

Сабардина Г. С. Луговая растительность Латвийской ССР. Рига, 1957. 304 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Чижикова В. А. Биологические особенности щучки (*Deschampsia caespitosa* (L.) P. B.) и ее роль в сложении некоторых растительных сообществ Ленинградской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1963. 16 с.

Blazkova D. Zu den phytozonologischen Problemen der Assoziation Caricetum gracilis Almquist 1929 // Folia Geobot. Phytotax. 1971. Bd 6. S. 43—80.

Goodall D. W. Objective methods for the classification of vegetation. 1. The use of positive interspecific correlation // Aust. J. Bot. 1953. Vol. 1. P. 39—63.

Szata roslinna Polski. Vol. 1. Warszawa, 1977. 614 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 VI 1994

SUMMARY

Four plant associations have been established based on the processing of 86 descriptions of *Carex acuta* meadows and 111 descriptions of *Deschampsia cespitosa* meadows. Groups of connected species were used to establish associations.

УДК 581.9 : 57.022 (265.53)

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 4

С. А. Частухина

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОСТРОВА ШЕЛИКАН (АМАХТОНСКИЙ ЗАЛИВ ОХОТСКОГО МОРЯ) И ЕЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ТИХООКЕАНСКОЙ ЧАЙКИ

S. A. CHASTUKHINA. VEGETATION OF SHELIKAN ISLAND (AMAKHTONSKY BAY OF SEA OF OKHOTSK) AND ITS CHANGES AS IMPACTED BY THE SEA-GULL

Охарактеризованы растительность и ее распределение по о-ву Шеликан (север Охотского моря). Остров площадью 2.4 га является местом гнездования нескольких тысяч морских птиц; описаны изменения в растительности под воздействием этих птиц.

О-в Шеликан представляет собой скалистый (кварцевые гранитодиориты) останец, отстоящий от берега на 1.5 км. Его максимальная высота 71.2 м, протяженность с севера на юг 385 м, с востока на запад — 185 м (в самой широкой части), площадь — около 2.4 га (Зеленская, 1992). Остров практически не посещается человеком (за исключением тех, кто обслуживает автоматический маяк, а также двух-трех людей, проводивших в течение нескольких сезонов орнитологические исследования). Автор — единственный ботаник, посетивший остров.

Растительность острова четко дифференцирована по высоте, рельефу, экспозиции. Наибольшую площадь занимают сообщества с участием каменной березы *Betula ermanii*:[1] березовые редины и березняки вейниковые (*Calamagrostis langsdorffii*), березняки злаково-разнотравные, березняки с участием лиственницы *Larix cajanderi* и кедрового стланика *Pinus pumila* злаково-разнотравно-кустарничковые, участки лиственнично-березового леса с кедровым стлаником. Вершина острова занята кедростланиковыми, ерниковыми (*Betula middendorffii*) и ерниково-кедровостланиковыми сообществами. По периферии остров почти полностью окружен скалистыми обрывами с открытыми группировками растений. С увеличением высоты в целом растительность составляет следующий типичный профиль: открытые разнотравные группировки каменистых обрывов, скал, нагромождений камней → склоновые разнотравные группировки со значительной сомкнутостью → заросли вейника разнотравные → заросли вейника → заросли вейника с единичными деревьями березы → березняки вейниковые → березняки вейниково-разнотравные (иногда с единичными деревьями лиственницы) → березняки с небольшим участием лиственницы (иногда кедрового стланика) вейниково-разнотравно-кустарничковые → березняки с примесью лиственницы и кедрового стланика кустарничковые → заросли кедрового стланика кустарничковые.

В недавнем прошлом (возможно, около 30 лет назад) растительность острова подверглась пожару. Его следы обнаруживались почти во всех обследованных на острове сообществах (кроме расположенных на северных склонах). Можно предположить, что до пожара наибольшую площадь на острове занимали не березняки, а лиственничники злаково-разнотравные (в большинстве сообществ встречены пни лиственниц), сменяемые в привершинных частях острова кедровостланиковыми сообществами. Современное распределение растительности по острову показано на рис. 1; топографическая основа любезно предоставлена автору Л. А. Лупач (Зеленской). При составлении данной схемы было сделано около 40 описаний. Некоторые из них мы сочли возможным привести здесь, так как растительность острова представляет особый интерес из-за островного характера и специфичности, связанной с воздействием птиц. Часть видов сосудистых растений, приведенных в данном сообщении, определена А. Н. Беркутенко, за что автор ей признателен.

---

[1] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

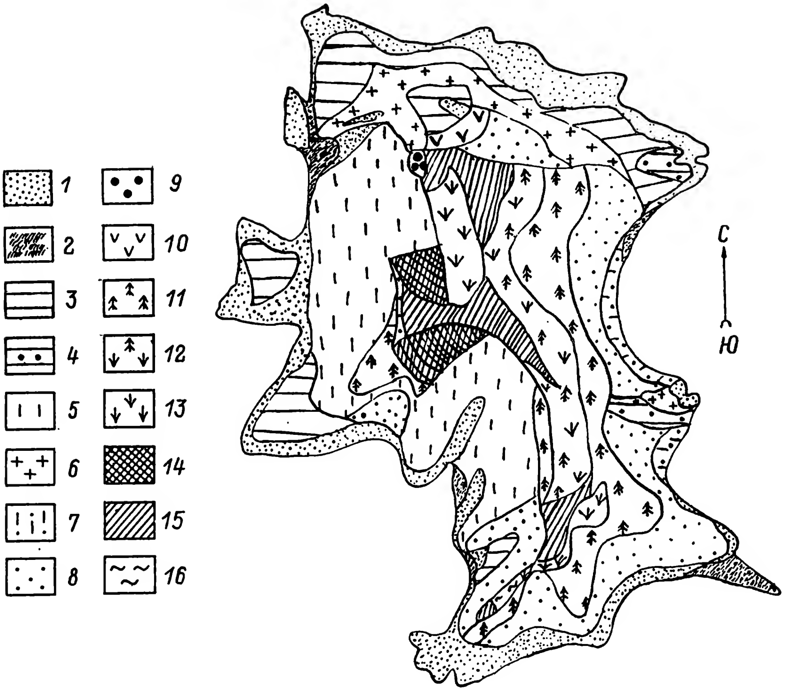


Рис. 1. Распределение растительности на о-ве Шеликан. (М. 1 : 4400).

1 — пляжи, практически лишенные сосудистых растений; *2* — открытые группировки растений по скалистым обрывам, крутым каменистым склонам; *3* — заросли злаков; *4* — заросли злаков с примесью разнотравья; *5* — березняки редкостойные злаковые; *6* — березовые редины злаковые; *7* — березовые редины злаково-разнотравные; *8* — березняки злаково-разнотравные (и разнотравно-злаковые); *9* — березняк злаковый с подлеском из спирей; *10* — березняк злаковый с подлеском из рябины; *11* — березняки с небольшой примесью лиственницы и кедрового стланика разнотравно-кустарничковые; *12* — смешанный березово-лиственничный лес с подлеском из кедрового стланика кустарничковый; *13* — заросли кедрового стланика; *14* — ерниковые заросли; *15* — подгольцовая растительность (разреженные сообщества из кедрового стланика с березой кустарничковые); *16* — ерниково-кедровостланиковые заросли.

О-в Шеликан при своих небольших размерах — место гнездования нескольких тысяч морских птиц (Зеленская, Частухина, 1990), что отражается на его растительности и проявляется в приведенных далее описаниях.

Описание 1а. Березовая редина вейниковая (сомкнутость менее 0.1). Уклон на юго-восток 30—45°, верхняя и средняя части склона, высота над ур. м. около 45 м. Местами выходы камней около 1 м в диам. Изредка встречаются лежащие обгорелые стволы деревьев. Средневозрастных деревьев березы почти нет, присутствуют только молодые (до 4 м выс.) и старые (около 50 лет). Подрост березы немногочисленный и разновозрастный. Кустарниковый ярус составлен из *Rosa acicularis* (обилие sp, 50—60 см выс.), *Sorbus sambucifolia* (обилие sol-sp, до 1 м выс.), *Spiraea stevenii* (обилие sol, 25—30 см выс.). Травянистый ярус мощно развит, проективное покрытие 85—90 % (истинное покрытие 15—20 %), составлен практически полностью из *Calamagrostis langsdorffii* (обилие cop$_3$, но при отсутствии вытаптывания птицами оно составило бы soc; 40—100 см выс., средняя — 50—60 см). Небольшое участие в травостое принимают другие виды: *Chamerion angustifolium* (обилие sp-sol, 50—60 см выс.), *Trientalis europaea* (обилие sol, до 5 см выс.) — на выбитых птицами участках, *Majanthemum bifolium* (обилие sol, до 2—3 см выс.) — под кронами берез, угнетен, генеративные органы отсутствуют. Мхи и лишайники здесь не обнаружены. На земле слой ветоши 3—12 см толщ. Она составлена ветошью вейника с небольшой примесью опада

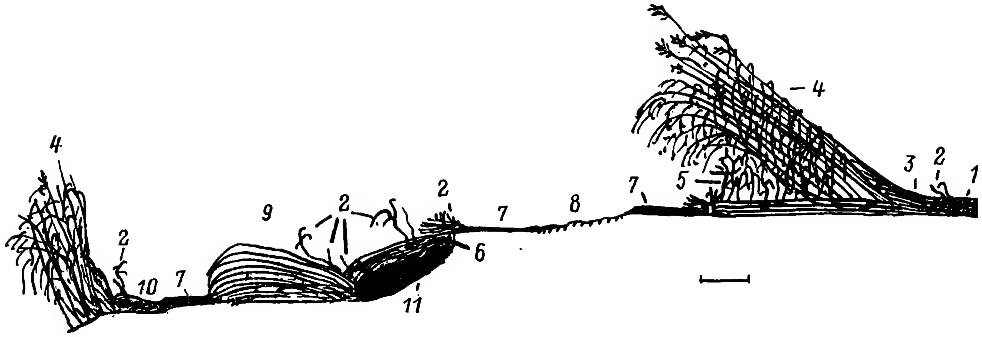


Рис. 2. Вертикальная проекция растительности на одном из гнездовых участков.

1 — притоптанная ветошь вейника; *2* — «пеньки» обкусанных стеблей вейника; *3* — примятые нормально развитые растения вейника; *4* — нормально развитые растения вейника; *5* — слабые низкорослые побеги вейника кустистой формы; *6* — рыхлый слой ветоши вейника; *7* — корка из спрессованной, пропитанной пометом ветоши; *8* — камень; *9* — обкусанные живые побеги вейника; *10* — примятые обкусанные слабые побеги; *11* — примятые ветошь вейника и основания живых побегов, покрытые торфянисто-пометной смесью. Масштабная линейка — 20 см.

березы. Ветошь не спрессована, не составляет плотного слоя, и кое-где сквозь нее пробиваются угнетенные растения *Majanthemum bifolium*, *Rubus arcticus*, *Potentilla fragiformis*. Площадь выбитых участков в некоторых густо заселенных птицами местах сообщества может достигать 40—45 %. Отдельные «голые» пятна имеют до 7 см в диам. В большинстве случаев растительность уничтожена не сплошь, а по ходу птичьих троп, между которыми остаются ее островки со следами нарушений. Жизненное состояние вейника значительно варьируется в зависимости от близости к птичьим тропам — от поврежденных узлов кущения на тропах до нормально развитых растений вдали от гнезд и троп (рис. 2). На выбитых участках отмечены единичные растения *Chamerion angustifolium*, *Potentilla fragiformis*, *Calamagrostis langsdorffii* (всегда в вегетативном состоянии, без генеративных органов).

Описание 14. Березняк разнотравно-кустарничковый с единичными лиственницами и кедровым стлаником. Высота над ур. м. — около 30 м. Состав древостоя 8Б2Лц, сомкнутость 0.2. Средняя высота берез 5—6 (13) м, диаметр стволов 4—6 (15) см. Высота лиственницы 7—10 м, диаметр стволов 10—13 см, есть и старые лиственницы с диаметром ствола 25 см. Два найденных обгоревших пня *Larix cajanderi* имели диаметры 40 и 55 см. Подрост деревьев обоих видов немногочислен. В подлеске единичные кусты кедрового стланика (0.8—2 м выс., ветви 2—3 (4) м дл., куст около 5 м в диам.; есть возобновление), *Spiraea stevenii* (обилие sp, 30—50 см выс.), *Rosa acicularis* (обилие sp, 30—60 см выс.). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса около 70 %. Наблюдается его мозаичность: на собственно лесных, березово-лиственнично-кедровостланиковых участках покров багульниково-брусничный, но на небольших открытых полянах существуют фрагменты вейниковых сообществ (что, вероятно, связано с гнездованием птиц на этих полянах). Травяно-кустарничковый ярус в целом составляют: с обилием sp — *Vaccinium vitis-idaea*, *Ledum decumbens*, *Poa arctica*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex globularis*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Majanthemum bifolium*; с обилием sol — *Atragene ochotensis*, *Dryopteris dilatata*. Мохово-лишайниковый покров слабо развит, фрагментарен, его покрытие менее 10 %.

Описание 16. Березняк вейниковый. Участок довольно широкого ущелья с уклоном на северо-восток 40—47°. Местами выходы камней около 1 м в диам., более или менее прямоугольной формы. Около 25 % площади выбито птицами. Состав древостоя 10Б, сомкнутость 0.3—0.4. Средняя высота деревьев около 6 (до 8) м, средний диаметр 4—7 (20) см. Найдено также одно отмирающее дерево лиственницы высотой около 6 м. В подлеске единичны кусты *Spiraea stevenii* (до 40 см выс.). Общее проективное покрытие травостоя 50—55 %. Из-за вытаптывания птицами он воспринимается как растущий куртинами. Его состав: *Calamagrostis langsdorffii* (обилие cop$_2$-cop$_3$, покрытие 35 %, 40—60 см выс.), *Angelica gmelinii* (обилие sp, покрытие 3—5 %, 40—50 см выс.), *Primula cuneifolia* (обилие sol, покрытие менее 1 %, 15—25 см выс.), *Potentilla fragiformis* (обилие sol, покрытие менее 1 %, 15—25 см выс.), *Trientalis europaea* (обилие sol-sp, покрытие менее 1 %, до 5 см выс.), *Stellaria media* (на выбитых местах; обилие sol, покрытие менее 1 %, до 5 см выс.), *Artemisia arctica* (обилие sol, покрытие менее 1 %, 15 см выс.), *Atriplex gmelinii* (у крупных камней, в местах укрытий птиц; обилие sol, покрытие менее 1 %, до 20 см выс.). На выбитых птицами участках идет слабое зарастание почвы мхами: на самых уплотненных и выбитых местах это обнаруживается в виде почти незаметного зеленого «налета», в менее уплотненных местах (на небольших вертикальных поверхностях, у камней, под куртинами *Angelica gmelinii* или злаков) мхи более заметны, среди них *Marschantia polymorpha* и др. На «голых» участках, кроме мхов, отмечены единичные растения и даже мини-заросли (в брошенных местах укрытий птиц) *Stellaria media*, а также растения с недостаточной жизненностью — злаки (до 10 см выс.), *Angelica gmelinii* (0.5—5 см выс.). По существу описываемое растительное сообщество состоит из фрагментов березняка злакового и участков, находящихся на разных стадиях восстановления после воздействия птиц.

Из нескольких тысяч морских птиц, гнездящихся на острове, наибольшее влияние на его растительность оказывает тихоокеанская морская чайка Larus schistisagus в силу как особенностей гнездования, так и наибольшей численности. На растительность острова чайки воздействуют как прямо (в основном посредством вытаптывания, а также обкусывания, выдергивания и пр.), так и косвенно (посредством внесения большого количества органики). На крутых склонах, характерных для острова, в результате прямого, механического воздействия происходит нарушение растительной дернины; это способствует появлению и расширению оползней, приводит иногда к оголению значительных площадей. Детально рассматривается механическое воздействие чайки на растительность острова в работе Л. А. Зеленской и С. А. Частухиной (1990). Следы воздействия птиц обнаруживались во всех сообществах, где они гнездились. По степени нарушения растительности эти следы можно разделить на 3 группы: 1) участки, где растения примяты, обкусаны, изменено их жизненное состояние или форма роста; 2) участки, где живые надземные части растений уничтожены, но сохранились на корню отмершие части (ветошь злаков, осок, деревенистые стебли кустарничков), а на почве сохранилась измельченная ветошь растений в разной степени разложения; 3) участки обнаженной почвы, лишенной подстилки и торфянистого горизонта. В каждом из обследованных сообществ с гнездами птиц мы находили участки всех степеней нарушения. Соотношение этих площадей было различным, так как оно связано с плотностью гнездования и характером растительности. Плотность гнездования в свою очередь связана прямой зависимостью со степенью сомкнутости древесного и кустарникового ярусов растительности, а также с экспозицией склона (птицы предпочитают южные и восточные склоны; Зеленская, 1992). В соответствии с этим наиболее нарушенной оказывается растительность вейниковых зарослей и березовых редин в южной и восточной частях острова.

Одновременно с нарушением растительности идет и ее восстановление на ранее нарушенных участках, что наблюдается во всех сообществах с гнездами. Это происходит обычно за счет видов данного или соседнего сообщества, реже появляются сорные, нитрофильные виды. Приведем некоторые данные для различных растительных сообществ.

Березовые редины вейниковые. На выбитых до почвы участках образуются разреженные группировки из *Stellaria media*, *Atriplex gmelinii*, *Potentilla fragiformis* (всегда только в вегетативном состоянии), слабых побегов *Calamag-*

rostis langsdorffii, отрастающих из сохранившихся узлов кущения, и очень мелких мхов из родов *Ceratodon*, *Bryum* (реже — из других).

Березняк злаково-разнотравный. Участки, где были уничтожены травяной покров, мхи и подстилка, заняты здесь чистыми зарослями *Rubus chamaemorus*, которая обычно в ненарушенных местообитаниях бывает распределена рассеянно.

Разреженная кедровостланиково-ерниковая группировка со спиреей, багульником и вейником. На заброшенных птичьих тропах происходит смена мохово-кустарничкового покрова вейником. Под побегами вейника обнаруживаются такие же обломанные стебли кустарников и кустарничков, как и на соседних тропах, еще используемых птицами.

В кустарниковых сообществах, разнотравных березняках и на других участках, где развит сфагновый покров, чайки делают в нем углубления при постройке гнезд, уничтожая другие растения или сильно их приминая. В этих случаях вокруг брошенных гнезд сначала кольцом, а потом, занимая площадь и самого гнезда, разрастается морошка, которую в свою очередь по периферии опоясывает вейник.

Заросли вейника. Восстановление здесь нарушенных участков идет за счет отрастания побегов вейника из сохранившихся узлов кущения, а также поселения *Chamerion angustifolium*, *Angelica gmelinii*, единичных растений *Stellaria media* и *Atriplex gmelinii*.

В зарослях вейника по трансекте, пересекающей один из участков гнездования и составленной из примыкающих площадок 10 × 10 см, определялись характеристики травостоя: число побегов вейника, их высота, общий и средний вес. Оказалось, что на расстоянии около 50 см от тропы не поврежденные чайками побеги вейника нормально развиты, стебель толстый, слабоветвистый, от 0.8 до 1.2 м выс., воздушно-сухая масса (средняя) — 1.4 г, фитомасса — 19—31 г/100 см^2. Растения, находившиеся в непосредственной близости (до 10—20 см) от тропы, ветвисты, имеют кустистую форму роста (в результате повреждений стеблей), обычно достигают всего 3—20 см выс., вес — 0.1—0.2 г, фитомасса — 0.2—3.4 г/см^2, генеративные побеги отсутствуют. Остальные растения имеют и промежуточные показатели развития.

Заросли вейника — один из самых излюбленных птицами биотопов на острове. Изменения в строении травостоя здесь ведут и к изменению функциональной структуры сообщества. В ненарушенных злаковниках *Calamagrostis langsdorffii* образует сомкнутые заросли. На всем их протяжении существуют однотипное изменение среды растениями вейника, единая система их взаимовлияний. Это обусловливает существование в ненарушенном злаковнике однородного фитоценотического поля и единого фитоценоза. Под воздействием птиц повреждаются или уничтожаются растения вейника, а вместе с этим неизбежно происходят локальные изменения и даже разрывы этого поля. Единая фитоценотическая система разрушается, на месте целостного фитоценоза возникает сложное растительное образование, которое представляет собой обычно сочетание фрагментов вейниковых фитоценозов и агрегаций на вытоптанных участках.

Локальные изменения в фитоценотических полях злаковников и других сообществ приводят к протеканию на таких участках микросукцессий, при этом может изменяться и состав сообщества. Орнитогенная мозаичность растительности, связанная с этими процессами, наблюдается во всех биотопах, где гнездятся птицы. При этом в одном сообществе одновременно могут существовать участки с разными стадиями нарушения и восстановления растительности. Наиболее существенные микросукцессии происходят под воздействием чаек в кедровостланиковом сообществе.

Вероятно, следует дать список видов, отмеченных нами на острове, но отсутствующих в приведенных выше описаниях. Это *Lycopodium annotinum* (березняки), *Hierochloë alpina* (березняки), *Leymus mollis* (нижние части склонов), *Poa arctica* (березняки), *Festuca* sp. (в разнообразных сообществах), *Iris setosa* (злаково-разнотравные группировки), *Veratrum oxysepalum* (березняки), *Chamaepericlymenium suecicum* (березняки, особенно на нарушенных птицами участках), *Honckenia peploides* (среди камней у подножия острова), *Moehringia lateriflora* (березняк кустарничково-разнотравный), *Mertensia maritima* (среди камней у подножия склонов острова), *Campanula langsdorffii* (выходы камней), *Stellaria ruscifolia* (скалистые обрывы), *Rhododendron camtschaticum* (заросли кедрового стланика), *Polygonum tripterocarpum* (березняк), *Urtica* sp. (широкая расщелина между скалами), *Ligusticum hultenii* (разнотравная группировка в нижней части склона), *Geranium erianthum* (разнотравно-злаковая группировка в ущелье), *Rubus sachalinensis* (березняк вейниковый), *Sedum cyaneum*, *Rhodiola rosea* (каменистые крутые склоны и обрывы, трещины в скалах), *Cacalia hastata*, *Senecio pseudarctica* (разнотравно-злаковые группировки), *Tanacetum boreale* (разнотравно-злаковая группировка в ущелье). Общее число видов сосудистых растений, найденных нами на острове, — 52.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зеленская Л. А. Зависимость плотности гнездования, устройства гнезда и успеха инкубации от биотопического размещения гнезд у тихоокеанской чайки Larus schistisagus // Зоол. журн. 1992. Т. 71. Вып. 7. С. 93—107.

Зеленская Л. А., Частухина С. А. Влияние гнездования тихоокеанской морской чайки на растительность острова Шеликан (Амахтонский залив Охотского моря) // Экология, продуктивность и генезис травяных экосистем Дальнего Востока. Владивосток, 1990. С. 129—137.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Институт биологических проблем
Севера ДВО РАН
Магадан

Получено 3 VI 1994

SUMMARY

The vegetation and its distribution on the Shelican island (S = 2.4 hectars, the north of Sea of Okhotsk) are described. A few thousands of sea-gull nets are found there. Changes of the vegetation as imputed by the birds are described.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.893

© 1995

И. П. Манденова

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *TETRATAENIUM* (*APIACEAE*)

I. P. MANDENOVA. SYNOPSIS OF THE SPECIES OF THE GENUS *TETRATAENIUM* (*APIACEAE*)

Дан обзор 23 видов рода *Tetrataenium*, для одного из них (*T. aquilegifolium*) предложена новая комбинация. При ревизии видов использованы в основном материалы из коллекции гербариев Санкт-Петербурга (LE), Кью (K) и Парижа (P). Распространение видов указано по проверенным гербарным образцам, дополнительно приведены литературные данные. Виды снабжены некоторыми комментариями.

В род *Tetrataenium* (DC.) Manden. (Манденова, 1959, 1986, 1991; Mandenova, 1987) выделены виды, ранее включаемые в состав рода *Heracleum* или *Pastinaca*. C. Clarke (1879) отметил у плодов видов рода *Heracleum* наличие широкого крыла с канальцем в срединной или боковой его части. Было выяснено, что крыло состоит из полупрозрачной пластинки с проходящим канальцем, соединяющей склерокарпий с боковыми ребрами, и более или менее широкой крыловидной окраины мерикарпия.

К числу диагностических признаков видов рода *Tetrataenium* мы относим размер склерокарпия, сравнительную ширину пластинки и окраины мерикарпия, форму стилоподия, характер его поверхности и длину стилодиев. Канальцы на спинной стороне мерикарпия почти всегда доходят до основания плода; длина дополнительных канальцев варьирует, канальцы на комиссуральной стороне мерикарпия обычно значительно короче спинных. Для таксономии видов имеют значение строение зубцов чашечки и лепестков, окраска лепестков, однако эти данные нуждаются в дополнении.

Род *Tetrataenium* (DC.) Manden.

1. *T. rigens* (Wall. ex DC.) Manden. 1959, Тр. Тбил. бот. инст. 20 : 17. — *Heracleum rigens* Wall. ex DC. 1830, Prodr. 4 : 191. — *H. rigens* Wall. 1829, Cat. N 575, nom. nud.

Описан из Индии: «India orient. Heyne».

Распространение. Южн. Индия (горы Нилгири, Анамалаи, Пални). Указывается для Шри-Ланки: «Ceylon, Walker, Thuaites (N 145 partly)» (Clarke, 1879 : 715).

Плоды обратнояйцевидные, 10—13 мм дл., 8—9 мм шир.; склерокарпий доходит до 3/4 длины мерикарпия, пластинка по ширине равна окраине мерикарпия; канальцы широкие, в боковых ложбинках часто парные, на комиссуре 4 канальца; стилоподий ширококонусовидный, морщинистый, стилодии короткие. Лепестки желтоватые, цельные, с загнутой внутрь верхушкой.

2. *T. candolleanum* (Wight et Arn.) Manden. 1991, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 42 : 11. — *Pastinaca candolleana* Wight et Arn. 1834, Prodr. Fl. Penins. Ind. Or.: 372. — *Heracleum rigens* Wall. var. *candolleana* (Wight et Arn.) C. B. Clarke,

1879, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 2 : 715, p. p. — *H. candolleanum* (Wight et Arn.) J. S. Gamble, 1919, Fl. Madras: 565.

Typus: «N 1182, Herb. Wight» (K!).

Распространение. Южн. Индия (горы Нилгири, Анамалаи).

Примечание. Под названием *Heracleum rigens* Wall. var. *candolleana* (Wight et Arn.) C. B. Clarke были объединены *Pastinaca candolleana* Wight et Arn. и *P. ligusticifolia* Wight et Arn. В качестве отличительного признака от *Heracleum rigens* s. str. указаны дважды перистые листья.

Плоды эллиптические, 9—10 мм дл., 7—8 мм шир.; склерокарпий доходит до 3/4 длины мерикарпия, пластинка шире окраины мерикарпия; канальцы в боковых ложбинках часто парные, на комиссуре 4 канальца, редко 2; стилоподий ширококонусовидный, морщинистый. Лепестки желтоватые, цельные, с загнутой внутрь верхушкой. Листья дважды перистые, сегменты широкояйцевидные, слегка лопастные, по краю городчато-зубчатые.

3. *T. ligustifolium* (Wight et Arn.) Manden. 1991, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 42 : 12. — *Pastinaca ligustifolia* Wight et Arn. 1834, Prodr. Fl. Penins. Ind. Or.: 372. — *Heracleum rigens* Wall. var. *candolleana* (Wight et Arn.) C. B. Clarke, 1879, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 2 : 715, p. p. — *H. courtalense* J. S. Gamble, 1919, Fl. Madras: 565.

Typus: «N 1181, Herb. Wight» (K!, isotypus LE!).

Распространение. Южн. Индия (горы Курталлум, Нилгири).

Плоды узкоэллиптические, книзу слегка суженные, 10 мм дл., 5 мм шир; склерокарпий доходит до 2/3 длины мерикарпия, пластинка по ширине равна окраине мерикарпия или чуть шире; канальцы в ложбинках одиночные, широкие, на комиссуре 2 узких канальца; стилоподий ширококонусовидный, морщинистый, стилодии короткие. Зубцы чашечки треугольные. Лепестки желтоватые, цельные, с загнутой внутрь острой верхушкой. Листья дважды перистые, сегменты яйцевидные, перистонадрезанные, по краю зубчатые.

4. *T. sprengelianum* (Wight et Arn.) Manden. 1959, Тр. Тбил. бот. инст. 20 : 18. — *Pastinaca sprengeliana* Wight et Arn. 1834, Prodr. Fl. Ind. Or.: 334. — *Heracleum sprengelianum* (Wight et Arn.) C. B. Clarke, 1879, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 2 : 716.

Описан из Индии: «Nilgiri Mts».

Распространение. Южн. Индия (горы Нилгири, Пални).

5. *T. hookerianum* (Wight et Arn.) Manden. 1959, Тр. Тбил. бот. инст. 20 : 18. — *Heracleum hookerianum* Wight et Arn. 1834, Prodr. Fl. Penins. Ind. Or.: 373.

Описан из Индии: «Nilgiri Mts, Weight».

Распространение. Южн. Индия (горы Нилгири, Пални).

Зубцы чашечки треугольные. Лепестки желтоватые, цельные, с загнутой внутрь верхушкой.

6. *T. ceylanicum* (Gardn. ex C. B. Clarke) Manden. 1986, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 41 : 46. — *Heracleum ceylanicum* Gardn. ex C. B. Clarke, 1879, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 2 : 716.

Syntypi: «Ceylon, Walker, Gradner, Thuaites (N 145 partly)».

Распространение. Шри-Ланка, Южн. Индия (Пални, Мадрас).

Примечание. Образцы из Индии отличаются более узкими листочками оберточки и более крупными краевыми лепестками.

Плоды обратнояйцевидные, 9—10 мм дл., 6—7 мм шир.; склерокарпий доходит до 3/4 длины мерикарпия, пластинка по ширине равна окраине мерикарпия; канальцы широкие, в боковых ложбинках иногда парные, на комиссуре 4 канальца, реже 2, они более узкие. Зубцы чашечки узколанцетные. Лепестки белые, обратнояйцевидные, с загнутой внутрь верхушкой, на сгибе с выемкой, краевые лепестки увеличенные, с более глубокой выемкой. Листья перистосложные, сегменты глубоко выемчато перистонадрезанные на мелкие продолговатые тупые дольки.

7. *T. grande* (Dalz. et Gibs.) Manden. 1991, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 42 : 14. — *Pastinaca grandis* Dalz. et Gibs. 1861, Bombay Fl.: 107. — *Peucedanum grande* (Dalz. et Gibs.) C. B. Clarke, 1879, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 2 : 210. — *Heracleum grande* (Dalz. et Gibs.) P. R. Mukh. 1973, Sci. et Cult.: 542; id. 1978, Actes 2 Symp. Ombellif.: 58.

Typus: Индия, «Bombay. A. D. Dalzell» (K!).

Распространение. Индия (Конкан).

Плоды широко обратнояйцевидные, 10—13 мм дл., 7—10 мм шир.; склерокарпий доходит почти до основания мерикарпия, пластинка по ширине более или менее равна окраине мерикарпия; канальцы узкие, в боковых ложбинках парные, на комиссуре 4 канальца; стилоподий конусовидный, с продольными выступами, стилодии короткие.

8. **T. aquilegifolium (C. B. Clarke) Manden. comb. nov.** — *Heracleum aquilegifolium* C. B. Clarke, 1879, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 2 : 715.

Lectotypus (Манденова, h. l.): Индия, «North of South Concan, Mr Lao» (K!).

Распространение. Индия (Конкан).

Плоды почти округлые, 7—8 мм дл., склерокарпий доходит почти до основания мерикарпия, пластинка шире узкой окраины мерикарпия; канальцы в срединных ложбинках парные, сливающиеся друг с другом, в боковых по 2—3, на комиссуре 6—8 канальцев; стилоподий ширококонусовидный, с продольными выступами, стилодии короткие. Лепестки желтоватые, цельные, с загнутой внутрь верхушкой.

9. *T. pinnatum* (C. B. Clarke) Manden. 1991, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 42 : 12. — *Heracleum pinnatum* C. B. Clarke, 1879, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 2 : 712.

Typus: «N 14, Herb. Ind. Or. H. f. et T.» (K!).

Распространение. Каракорум, Гималаи (сев.-зап.), Тибет (зап.).

Плоды обратнояйцевидные, 6—8 мм дл., 4—6 мм шир., склерокарпий немного длиннее 3/4 длины мерикарпия, пластинка у́же окраины мерикарпия; канальцы узкие, в боковых ложбинках парные, на комиссуре 2 параллельных канальца, доходящих почти до основания склерокарпия; стилоподий узкоконусовидный, с продольными извилистыми выступами, стилодии длиннее стилоподия. Лепестки белые, эллиптические, с загнутой внутрь острой верхушкой, краевые лепестки увеличенные, слегка двулопастные, на сгибе с выемкой.

10. *T. canescens* (Lindl.) Manden. 1991, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 42 : 12. — *Heracleum canescens* Lindl. 1839, in Royle, Illustr. Bot. Him. 1 : 232. — *H. hirsutum* Edgw. 1846, Trans. Linn. Soc. (London), 20 : 57.

Описан из Индии: «Mussooree».

Распространение. Индия (Зап. Гималаи).

Плоды обратнояйцевидные, 9—11 мм дл., на верхушке выемчатые; склерокарпий доходит до 2/3 длины мерикарпия, пластинка узкая, окраина мерикарпия широкая; канальцы в ложбинках широкие, одиночные, на комиссуре 2 узких канальца, доходящих до основания склерокарпия; стилоподий слегка выпуклый, стилодии длинные. Зубцы чашечки ланцетные. Лепестки белые, краевые лепестки слегка увеличенные, обратнояйцевидные, в выемке с маленькой загнутой внутрь долькой.

11. *T. candicans* (Wall. ex DC.) Manden. 1986, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 41 : 44. — *Heracleum candicans* Wall. ex DC. 1830, Prodr. 4 : 192. — *H. candicans* Wall. 1829, Cat. N 573, nom. nud.

Описан из Индии: «in India septent. ad Deiradon et Kumaon. Wallich».

Распространение. Индия (Зап. Гималаи), Китай (пров. Сычуань). Имеются указания о более широком распространении вида: «Himalaya (Kashmir to Bhutan), Tibet, Yunnan» (Cannon, 1979 : 186).

Плоды обратнояйцевидные, 9—10 мм дл., 6—7 мм шир.; склерокарпий доходит до 3/4 длины мерикария, пластинка очень узкая, окраина мерикарпия широкая; канальцы узкие, в боковых ложбинках часто парные, на комиссуре 2 канальца; стилоподий ширококонусовидный, с продольными волнистыми выступами, по краю волнистый, стилодии более или менее равны стилоподию. Лепестки белые, эллиптические, с загнутой внутрь верхушкой, на сгибе с выемкой, краевые лепестки увеличенные, обратносердцевидные, в выемке с маленькой загнутой внутрь долькой.

12. *T. himalayense* Manden. 1991, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 42 : 13.

Typus: «India: Penjab, Simla—Sivaliks, 1885, N 22426, J. R. Drummond» (K!).

Распространение. Индия (Зап. Гималаи).

Плоды обратнояйцевидные, 7—8 мм дл.; склерокарпий доходит до 2/3 длины мерикарпия, пластинка широкая, окраина мерикарпия очень узкая; канальцы широкие, заполняющие ложбинки, на комиссуре 2 канальца; стилоподий конусовидный, с узкими продольными выступами, стилодии в 2 раза длиннее стилоподия. Зубцы чашечки ланцетно-линейные, заостренные, неравной длины. Лепестки белые, краевые лепестки увеличенные, двулопастные, в выемке с маленькой загнутой внутрь долькой, лопасти эллиптические.

13. *T. wallichii* (DC.) Manden. 1986, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 41 : 47. — *Heracleum wallichii* DC. 1830, Prodr. 4 : 195; Cannon, 1979, in Hara et Williams, Enum. Fl. Pl. Nepâl: 186 (excl. syn. *H. sublineare* C. B. Clarke). — *H. diversifolium* Wall. 1829, Cat. N 574, nom. nud.

Описан из Непала: «in Nepalia, Wallich».

Распространение. Гималаи (Непал, Даржилинг).

Плоды обратнояйцевидные, 9—10 мм дл., 7—8 мм шир., иногда к основанию сильно суженные; склерокарпий доходит до 1/2 длины мерикарпия или немного длиннее его, пластинка более или менее равна окраине мерикарпия; канальцы одиночные, иногда в боковых ложбинках парные, на комиссуре канальцев обычно нет, очень редко развиты 1—2 коротких нитевидных канальца; стилоподий полушаровидный, с узкими продольными выступами, стилодии короткие. Лепестки желтоватые, цельные, с завернутой внутрь верхушкой, краевые лепестки не увеличены.

Примечание. Мною были намечены к описанию в качестве особого вида *T. pasquierii* Manden. образцы из Непала: «Himalaya. Langtang—Nepal. Crête au delà de Thimi, 2350 m, 22 novembre 1978, N 191, M. Farille et A. Bourrit» (2 гербарных листа). На них имеются плоды и остатки высохших листьев. В ботаническом саду «Jäysinia» (Франция) выращено несколько растений. Они отличаются от растений вида *T. wallichii* плодом со склерокарпием, доходящим до 3/4 длины мерикарпия, широкой пластинкой и узкой окраиной мерикарпия, более длинными канальцами в ложбинках, 2 развитыми, длинными, узкими канальцами на комиссуре. В отличие от *T. wallichii* растение оказалось тетраплоидным (Cauwet-Marc et al., 1982). Для решения вопроса о таксономическом статусе *T. pasquierii* необходимы более полные образцы.

14. *T. sublineare* (C. B. Clarke) Manden. 1986, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 41 : 47. — *Heracleum sublineare* C. B. Clarke, 1879, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 2 : 713.

Typus: «Sikkim. Reg. Temp. alt. 10—1300 ft. J. D. Hooker» (K!).

Распространение. Гималаи (Непал, Сикким).

Плоды эллиптические, 5—6 мм дл.; склерокарпий доходит до 3/4 длины мерикарпия, пластинка широкая, окраина мерикарпия очень узкая; канальцы узкие, в ложбинках одиночные, на комиссуре 2 параллельных канальца; стилоподий конусовидный, стилодии длиннее стилоподия. Зубцы чашечки ланцетно-линейные. Лепестки белые, краевые лепестки увеличенные, глубоко двулопастные, лопасти узкие, расходящиеся.

15. *T. obtusifolium* (Wall. ex DC.) Manden. 1991, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 42 : 13. — *Heracleum obtusifolium* Wall. ex DC. 1830, Prodr. 4 : 191. — *H. obtusifolium* Wall. 1829, Cat. N 577, nom. nud.

Typus: «Nepali, 1820, Wall.» (G! photo).

Распространение. Гималаи (Непал, Сикким, Бутан).

Плоды эллиптические, 5—6 мм дл., склерокарпий доходит до 3/4 длины мерикарпия, пластинка по ширине почти равна окраине мерикарпия; канальцы широкие, в ложбинках одиночные, на комиссуре 4 канальца, реже 2; стилоподий конусовидный, с продольными извилистыми выступами, стилодии в 2—3 раза длиннее стилоподия. Зубцы чашечки линейные. Лепестки желтоватые, краевые лепестки слегка увеличенные.

16. *T. nepalense* (D. Don) Manden. 1959, Тр. Тбил. бот. инст. 20 : 17. — *Heracleum nepalense* D. Don, 1825, Prodr. Nep.: 185.

Описан из Непала: «in Nepalia, Wallich».

Распространение. Гималаи (Непал, Сикким). Имеются указания о более широком распространении вида: «Himalaya (Kumaon to Buthan), Assam» (Cannon, 1979 : 186).

Плоды широко обратнояйцевидные, 10—15 мм дл., на верхушке слегка выемчатые; склерокарпий доходит до 2/3 длины мерикарпия, пластинка очень широкая, окраина мерикарпия узкая, канальцы узкие, в ложбинках одиночные, на комиссуре 4 канальца, редко 2; стилоподий полушаровидный, с продольными выступами, стилодии почти равны стилоподию. Зубцы чашечки яйцевидные, заостренные. Лепестки желтоватые, цельные, с загнутой внутрь верхушкой, на сгибе слегка выемчатые, краевые лепестки слегка увеличенные.

17. *T. burmanicum* (Kurz) Manden. 1986, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 41 : 46. — *Heracleum burmanicum* Kurz, 1872, Journ. As. Soc. Beng. 2 : 309; id. 1877, op. cit. 2 : 116.

Syntypi: Индия, «Khasi Mts. alt. 4000—5000 ft, common; Pegu 2500 ft, frequent, Kurz».

Распространение. Индия (Ассам — горы Кхаси, Шиллог), Мьянма.

Плоды обратнояйцевидные, 9—10 мм дл., 6—7 мм шир.; склерокарпий доходит до 1/2—2/3 длины мерикарпия, пластинка значительно шире узкой окраины мерикария; канальцы узкие, в срединных ложбинках 1—3 канальца, в боковых по 2—3, на комиссуре 4—6 канальцев, редко 2; стилоподий морщинистый. Зубцы чашечки линейные, заостренные. Лепестки белые, обратнояйцевидные, с длинной загнутой внутрь верхушкой, на сгибе слегка выемчатые, краевые лепестки более широкие, слегка увеличенные.

18. *T. bivittatum* (Boissieu) Manden. 1986, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 41 : 45. — *Heracleum bivittatum* Boissieu, 1903, Bull. Herb. Boiss. sér. 2, 3, 10 : 855; Lecompte, 1923, Fl. Indochine, 2, fasc. 9 : 1155.

Lectotypus (Манденова, h. l.): Китай, «Junnan, 13 décambre 1897» (P!).

Распространение. Китай, Вьетнам.

Плоды почти округлые или широко обратнояйцевидные, 7—9 мм дл., 6—8 мм шир.; склерокарпий доходит до 1/2—2/3 длины мерикарпия, пластинка очень широкая, окраина мерикарпия узкая; канальцы узкие, в боковых ложбинках по 2—3 канальца, на комиссуре — 2—4; стилоподий конусовидный, с продольными выступами. Зубцы чашечки треугольные. Лепестки белые, обратнояйцевидные, с загнутой внутрь верхушкой, по сгибу слегка выемчатые, краевые лепестки увеличенные, обратносердцевидные, с глубокой выемкой.

19. *T. leucocarpum* (Aitch. et Hemsl.) Manden. 1987, in Rech. f. Fl. Iran.

162 : 506. — *Heracleum leucocarpum* Aitch. et Hemsl. 1882, Journ. Linn. Soc. Bot. 19 : 165.

Typus: Пакистан, «Kurram valley, J. M. T. Aitchinson, 1879, N 760» (K!, isotypus LE!).

Распространение. Пакистан.

Плоды узко обратнояйцевидные, 9—10 мм дл., 5—6 мм шир.; склерокарпий доходит до 1/2—2/3 длины мерикарпия, пластинка очень узкая, окраина мерикарпия широкая; канальцы в ложбинках одиночные, иногда в боковых ложбинках парные, на комиссуре 2 канальца; стилоподий конусовидный, с продольными извилистыми выступами, стилодии в 2—3 раза длиннее стилоподия. Зубцы чашечки узколанцетные, острые. Лепестки белые, краевые лепестки увеличенные, обратносердцевидные.

20. *T. cardiocarpum* (Rech. f. et H. Riedl) Manden. 1987, in Rech. f. Fl. Iran. 162 : 205. — *Heracleum cardiocarpum* Rech. f. et H. Riedl, 1963, Dan. Biol. Skr. 13, 4 : 81.

Typus: «North-Eastern Afganistan, Province Nuristan, 1956. Linar valley 1000 ft, Aug. 14, Wiffred Thesiger, N 1499» (BM!).

Распространение. Афганистан, Пакистан.

Плоды обратносердцевидные, 8—11 мм дл., 7—9 мм шир.; склерокарпий доходит до 3/4 длины мерикарпия, пластинка широкая, окраина мерикарпия узкая; канальцы в ложбинках одиночные, в боковых ложбинках часто парные, на комиссуре 2 канальца; стилоподий конусовидный, с продольными извилистыми выступами, стилодии равны стилоподию или немного длиннее его. Зубцы чашечки узколанцетные. Лепестки белые, яйцевидные, с загнутой внутрь верхушкой, на сгибе выемчатые, на спинке опушенные.

21. *T. olgae* (Regel et Schmalh. ex Regel) Manden. 1959, Тр. Тбил. бот. инст. 20 : 18. — *Heracleum olgae* Regel et Schmalh. ex Regel, 1882, Pl. Nov. Fedtsch.: 38. — *H. polyadenum* Rech. f. 1963, Dan. Biol. Skr. 13, 4 : 85. — *Platytaenia olgae* (Regel et Schmalh. ex Regel) Korov. 1959, Фл. Узбек. 4 : 469.

Typus: Ср. Азия, «Zeravschan» (LE!).

Распространение. Ср. Азия (Памиро-Алай), Афганистан, Пакистан.

Плоды широкоэллиптические, 8—12 мм дл., 5—9 мм шир.; склерокарпий доходит до 2/3 длины мерикарпия, пластинка шире окраины мерикарпия; канальцы широкие, в боковых ложбинках часто парные, на комиссуре 2 канальца; стилоподий ширококонусовидный, с узкими извилистыми выступами; стилодии длинные, отогнутые вниз. Лепестки желтоватые, цельные, с загнутой внутрь верхушкой, на сгибе слегка выемчатые, на спинке опушенные.

22. *T. lasiopetalum* (Boiss.) Manden. 1987, in Rech. f. Fl. Iran. 162 : 504. — *Heracleum lasiopetalum* Boiss. 1844, Ann. Sci. Nat. 3, 1 : 323.

Typus: Турция, «P. R. M. Aucher-Eloy, 3603» (P?).

Распространение. Турция (юго-вост. Анатолия), Ирак, Иран (юго-зап.).

Плоды широко обратнояйцевидные, 10—15 мм дл., 8—12 мм шир.; склерокарпий доходит почти до основания мерикарпия, пластинка очень узкая, окраина мерикарпия широкая; канальцы в ложбинках узкие, не доходят до основания склерокарпия, на комиссуре 2 канальца, они более широкие и короткие; стилоподий конусовидный, с узкими продольными выступами, по краю волнистый, стилодии опушенные, длиннее стилоподия. Зубцы чашечки яйцевидно-продолговатые, заостренные, опушенные. Лепестки яйцевидные, с заостренной загнутой внутрь верхушкой, на спинке войлочно опушенные.

23. *T. nephrophyllum* (Leute) Manden. 1987, in Rech. f. Fl. Iran. 162 : 323. — *Heracleum nephrophyllum* Leute, 1972, Österr. Bot. Zeitschr. 120 : 303.

Typus: «Wasilkova, N 179» (KRAM!).

Распространение. Зап. Ирак (Курдистан).

Отличается от *T. lasiopetalum* листьями почковидной формы, более грубым щетинковидным опушением растения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Манденова И. П. Материалы по систематике трибы *Pastinaceae* K.-Pol. emend. Manden. (*Umbelliferae—Apioideae*) // Тр. Тбилисск. бот. ин-та АН ГССР. 1959. Т. 20. С. 3—56.

Манденова И. П. К систематике рода *Tetrataenium* (DC.) Manden. (*Umbelliferae*). I // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1986. Вып. 41. С. 43—49.

Манденова И. П. К систематике рода *Tetrataenium* (DC.) Manden. (*Umbelliferae*). II // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1991. Вып. 42. С. 11—14.

Cannon Y. F. M. Umbelliferae // H. Hara, L. H. Y. Williams. An enumeration of the flowering plants of Nepal. London, 1979. P. 181—190.

Cawet-Marc A.-M., Carbonnien Y., Farille M. Contribution à l'étude cariologigue des Ombellifères du Nepal. II // Candollea. 1982. Vol. 37. P. 551—564.

Clarke C. B. Umbelliferae // Y. D. Hooker. Flora British India. London, 1879. Vol. 2. P. 665—720.

Mandenova I. 130. *Tetrataenium* // Flora Iranica. Graz, 1987. Vol. 162. P. 502—506.

Институт ботаники АН Грузии
Тбилиси

Получено 22 III 1994

УДК 582.736

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 4

И. Г. Аревшатян

РЕВИЗИЯ *ASTRAGALUS* (*FABACEAE*) АРМЕНИИ. СЕКЦИИ *CHLOROSPHAERUS* И *HOLOLEUCE*

I. G. AREVSHATIAN. REVISION OF THE *ASTRAGALUS* (*FABACEAE*) OF THE ARMENIA. THE SECTIONS *CHLOROSPHAERUS* AND *HOLOLEUCE*

Проведена критическая ревизия астрагалов Армении из секций *Chlorosphaerus* и *Hololeuce*. Секция *Chlorosphaerus* представлена единственным видом *Astragalus globosus*, впервые приведенным для территории «Флоры СССР». Секция *Hololeuce* в Армении представлена 6 видами — *A. incertus*, *A. hyalolepis*, *A. schuschensis*, *A. bicolor*, *A. elbursensis*, *A. gjunaicus*. Впервые для «Флоры СССР» приводится *A. bicolor*, неоднократно описанный на Кавказе под другими названиями.

Критическая ревизия астрагалов Армении секции *Chlorosphaerus* Bunge и *Hololeuce* Bunge подрода *Cercidotrix* позволила уточнить видовой состав этих двух близких секций на территории республики. Изучены гербарии, хранящиеся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (LE), Институте ботаники НАН Армении (ERE), а также любезно присланный по нашей просьбе материал из Гербария Эдинбургского Королевского ботанического сада (E), за что приношу свою благодарность английским коллегам.

Распространение растений в пределах республики дается по принятым во «Флоре Армении» флористическим районам, установленным А. Л. Тахтаджяном (1954), на Кавказе — согласно принятым А. А. Гроссгеймом (1949) флористическим районам.

Секция *Chlorosphaerus*

Astragalus globosus Vahl, 1790, Symb. 1 : 60.

Тип: «Armenia, Tournefort».

В верхнем горном поясе. — В. Ахур.

Кавказ (Южн. Закавказье), Юго-Западная Азия (сев.-вост. Турция).

A. globosus — новый и единственный представитель секции *Chlorosphaerus* для «Флоры СССР». О возможности нахождения *A. globosus* на территории Закавказья указывал еще Гроссгейм (1952).

Армянский элемент, известный до сих пор из верхнего горного пояса северо-восточной Турции — окрестностей городов Эрзрум, Карс, Бингел и оз. Ван (Chamberlain, Matteus, 1963), собран однажды при флористическом исследовании бассейна оз. Арпалич: Армения, Амасийский р-н, бассейн оз. Арпалич, северо-восточные отроги Ехнахахского хр., гора Езнасар, субальпийский луг, 2300 м над ур. м., 9 VII 1978, Г. Оганезова (ERE, 134034). В связи с новой находкой расширяется ареал вида в северном направлении. Приводим полное описание этого нового для нашей флоры вида.

A. globosus — многолетнее растение 5—15 см выс. Прилистники сросшиеся с черешком, ланцетные, травянистые, опушенные. Листья из 10—18 пар узкоэллиптических листочков, опушенные белыми волосками. Кисть густая, шаровидная, на крепкой ножке. Прицветники ланцетные, 6—9 мм дл., равные чашечке или короче ее, опушенные белыми и черными волосками. У нижних цветков при каждом цветке имеются 2 прицветничка, у средних — по 1 прицветничку, у верхних прицветнички отсутствуют. Чашечка 6—8 мм дл., колокольчатая, зубцы равны трубочке или длинее ее. Венчик желтый, флаг 16—18 мм дл. Бобы продолговатые, 7 × 3 мм, черно- и беловолосистые.

Габитуально *A. globosus* близок к видам секции *Hololeuce* Bunge, от которых отличается прилистниками, сросшимися с черешком (а не друг с другом, как у видов секции *Hololeuce*).

Секция *Hololeuce* Bunge

Систематикой небольшой переднеазиатской секции *Hololeuce* рода *Astragalus* специально занимались А. А. Гроссгейм (1946) и А. К. Сытин (1986). Критический пересмотр гербария позволил внести некоторые поправки и дополнения к уже известным данным о произрастании и распространении видов этой секции на территории нашей республики.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ СЕКЦИИ *HOLOLEUCE*

1. Зубцы чашечки во много раз короче трубочки. Чашечка 6—8 мм дл., густо опушенная. Прицветники ланцетные, (4)5—8(10) мм дл., почти равны чашечке, с обеих сторон густо опушенные черными и белыми волосками. Венчик фиолетовый, флаг 12—16 мм дл. Кистеножки 3—20(28) см дл. Листья до 13 см дл., листочков 11—19 пар, продолговато-эллиптические, 3×1 мм. Белые волоски на листьях прикреплены почти у основания и кажутся простыми. Зеленовато-сероватые растения альпийских луговых ценозов . . . . 1. *A. incertus* Ledeb.

— Зубцы чашечки равны трубочке или не более чем в 3 раза короче ее . . . . . 2.

2. Флаг 11—15 мм дл. Чашечка 5—7 мм дл., зубцы ее почти равны трубочке, черноволосистые. Прицветники узколанцетные или шиловидные, голые или опушенные, 2—3(5) мм дл. Соцветие продолговатое. Листья из 6—8 пар мелких листочков 3—10 мм дл., 1.5—2 мм шир. Серебристые прижатоволосистые растения 15—16 см выс. . . . . 5. *A. elbursensis* Boiss.

— Флаг (15) 18—28 мм дл. Чашечка 7—14 мм дл. . . . . 3.

3. Венчик желтый, только лодочка наверху фиолетовая. Кистеножки тонкие, слабые, полегающие. Прицветники ланцетные, оттянуто-заостренные, как и чашечка, черно- и беловолосистые, 7—11 мм дл., 3 мм шир. Чашечка 10—13 мм дл., зубцы ее шиловидные, 5—7 мм дл. Флаг 21—24 мм дл. Листочков 10—16 пар, эллиптические, 5—10 мм дл., 3—4 мм шир. Распростерто-дернистые растения с многочисленными цветоносами . . . . 3. *A. schuschaensis*. Grossh.

— Венчик беловатый, голубой, фиолетовый или розовый . . . . 4.

4. Прицветники по спинке голые, по краю реснитчатые, широколанцетные, заостренные, тонкоперепончатые, (6) 7—13 мм дл. Чашечка 10—14 мм дл., густо черно- и беловолосистая, зубцы ее почти втрое короче трубки, (2) 3—4 (5) мм дл. Соцветие густое, головчатое. Венчик бледно-голубой, 22—26 мм дл. Листья из 4—8 пар узколанцетных, расставленных листочков 10—15 мм дл. Зеленовато-сероватые растения 5—30 см выс. . . . . 2. *A. hyalolepis*. Bunge.

— Прицветники по спинке опушенные, продолговато-ланцетные или треугольные . . . . 5.

5. Прицветники продолговато-ланцетные, (6) 7—12 мм дл., (1) 3—4 мм шир., обычно равны чашечке, длиннозаостренные, опушенные, как и чашечка, равноплечими и сильно неравноплечими черными и белыми волосками. Чашечка (6) 9—13 (15) мм дл., зубцы ее равны трубочке, 4—6 мм дл., зеленые, обычно бородавчатые. Стебли до 15 см дл. Кистеножки 5—30 см дл. Соцветие многоцветковое, густое, почти головчатое, при плодах мало вытягивающееся. Венчик фиолетовый. Флаг (15) 18—25 мм дл. Листья 3—12 см дл., листочков 8—17 пар, продолговато-эллиптические или обратнояйцевидные . . . . 4. *A. bicolor* Lam.

— Прицветники треугольные или линейно-ланцетные, 3—7 мм дл., у основания 1.5—2 мм шир., короче чашечки, по спинке рассеянно-волосистые или голые, по краю реснитчатые. Чашечка 7—9 мм дл., опушенная черными и белыми волосками, зубцы ее короче трубочки, 2.5—4 мм дл. Стебли 6—16 см дл. Кистеножки по длине равны листьям или длиннее их. Соцветие — яйцевидная или округлая кисть, удлиняющаяся и рыхлеющая при плодоношении. Венчик голубой. Флаг 20—24 мм дл. Листья из 6—13 пар листочков 3—10 (15) мм дл., 1.5—3 мм шир. . . . . 6. *A. gjunaicus* Grossh.

1. *A. incertus* Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 647.

Тип: «In m. Ararat, Hohen.» (LE!).

В верхнем горном поясе. На альпийских лугах и коврах, травянистых и щебнистых склонах. — Шир., Араг., Иджев., Апар., Севан., Гег., Дар., Занг., Мегри.

Кавказ (Высокогорья Большого и Малого Кавказа), Юго-Западная Азия (сев.-вост. Турция).

A. incertus принимает активное участие в сложении альпийских луговых ценозов. На горе Арагац на высоте 3200 м над ур. м. наблюдались почти чистые заросли этого вида.

2. *A. hyalolepis* Bunge, 1869, Astr. Geront. 2 : 185.

Тип: «In Iberia, Wilhelms» (LE!).

В среднем и верхнем горных поясах. В степи, в редколесьях, на лугах, на каменистых склонах. — В. Ахур., Шир., Араг., Лори, Апар., Севан., Дар. (Джермук).

Кавказ (Вост. и Южн. Закавказье), Юго-Западная Азия (сев.-вост. и вост. Турция).

A. hyalolepis (из Разданского р-на (2000 м) с 1954 г. и с горы Арагац (2000 м) с 1960 г.) выращивается на «Участке флоры и растительности Армении» Института ботаники НАН РА в зоне полынной полупустыни (1200 м); вид не претерпевает каких-либо морфологических изменений.

3. *A. schuschaensis* Grossh. 1946, Изв. АН АрмССР, 7 : 59.

Тип: «Карабах, близ с. Шуши, на скалах, 19 VI 1936, Н. Гурвич» (ВАК).

В среднем горном поясе. На осыпях и скалах. — Севан. (Содк).

Кавказ (Вост. и Южн. Закавказье).

Новый вид флоры Армении, известный до сих пор из Карабаха. Собран в 1963 г. А. М. Барсегяном в окр. с. Содк Варденисского р-на.

Сытин (1986) относит *A. schuschaensis* к числу синонимов *A. dzhebrailicus* Grossh., с чем мы не можем согласиться. Характерная корреляция слабых, лежачих, тонких цветоносов с желтым цветом венчика надежно отличает его от остальных видов секции.

4. *A. bicolor* Lam. 1783, Encycl. Meth. Bot. 3 : 317. — *A. onobrychioides* Bieb. 1798, Tabl Prov. Casp.: 117. — *A. ruprechtii* Bunge, 1869, Astr. Geront. 2 : 174. — *A. overinii* Bunge, 1869, (l. c.): 186. — *A. dzhebrailicus* Grossh. 1946, Изв. АН АрмССР, 7 : 59. — *A. megricus* Grossh. 1946, Фл. СССР, 12 : 885. — *A. ketzkhowelianus* Manden. 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 54.

Тип: «Armenia, Turnefor» (P? Iso — BM).

В среднем и верхнем горных поясах. В можжевеловых редколесьях, на глинистых, каменистых, каменисто-щебнистых склонах. — Шир., Занг., Мегри.

Кавказ (Вост. Кавказ, Вост. и Южн. Закавказье), Юго-Западная Азия (сев.-вост. и вост. Турция).

Подтвердилось предположение А. Г. Борисовой (1946) и А. К. Сытина (1986) о возможности произрастания *A. bicolor* на территории «Флоры СССР». К такому выводу мы пришли, имея возможность сравнить наши растения с материалом *A. bicolor* из Турецкой Армении, собранный в окрестностях оз. Ван, городов Битлис, Карс и горы Агри.

Чтобы разобраться в признаках *A. bicolor*, нам пришлось изучать дагестанские виды *A. onobrychioides* Bieb. (тип: «Ex montibus Schirvanicus, circa Kurt-Bulak, M. Bieberstein», LE!), *A. overinii* Bunge (тип: «Caucasus orientalis, Gumbet Danuch, 26 VII 1861, Owerin», LE!), *A. ruprechtii* Bunge (тип: «Caucasus orientalis, Dagestania borealis, supra Gimri, 3000—5500′, raris, 11 VI 1861, Ruprecht», LE!), а также *A. megricus* Grossh. (тип: «Prov. Megry, m. Gimaran, 6300—7000′, 10 VII 1929, A. Schelkownikov et Kara-Murza», ERE!), *A. dzhebrailicus* Grossh. (тип: «Южный Карабах, г. Тумаслу, на скалах, 31 V 1935, Я. Исаев», ВАК), *A. ketzkhovelianus* Manden., описанный из Ширакского флористического района Армении (тип: «АрмССР, Джаджур, 21 VII 1931, Н. Кецховели», TBI). Мы убедились в том, что здесь имеем дело с одним видом. (Сытин (1986) считает *A. owerinii* и *A. ruprechtii* синонимами *A. onobrichioides*).

Для *A. bicolor* характерна корреляция следующих признаков: продолговатые, опушенные, травянистые прицветники, по длине почти равны чашечке; зубцы чашечки по длине равны трубке чашечки; венчик крупный (флаг 18—25 мм дл.). В то же время в значительной степени варьирует соотношение черных и белых волосков в опушении трубки чашечки и ее зубцов. В зависимости от цвета волосков чашечка или ее части темные или светлые.

Среди черных и белых волосков, покрывающих чашечку и прицветники, имеются как равноплечие, так и сильно неравноплечие (одно плечо укорочено настолько сильно, что волоски кажутся прикрепленными основаниями). Их соотношение также не константно. К сожалению, столь изменчивые признаки использовались в качестве диагностических. Так, при описании *A. megricus* Гроссгеймом оказались незамеченными неравноплечие мальпигиевые волоски, которые он принял за простые. Вследствие этого Гроссгейм неправильно отнес этот вид к секции *Malacothrix* Bunge подрода *Hypoglottis* Bunge наряду с видами, с которыми рассматриваемый вид имеет лишь внешнее сходство. В последующих флористических работах с указанием ареала этого вида («Флора Кавказа» (Гроссгейм, 1952), «Флора Армении» (Манденова, 1962)) *A. megricus* остался в числе видов секции *Malacothrix*. Имея возможность работать с голотипом и изотипами (ERE), мы с полной уверенностью исключаем *A. megricus* из секции *Malacothrix* и, учитывая пределы вариабельности *A. bicolor*, включаем его в синонимы последнего.

Сборы Н. Кецховели послужили основанием для выделения *A. ketzkhovelianus* Manden. Позднее при обработке рода *Astragalus* для «Флоры Армении» И. П. Манденова (1962) свела этот вид в синонимы *A. gjunaicus*. Такой точки зрения придерживается и Сытин (1986). Однако данный вид заметно отличается от *A. gjunaicus* морфологическими особенностями прицветников, чашечки, цветка, листьев, стеблевой части. Экземпляры *A. ketzhovelianus* из классического местонахождения с 1946 по 1954 г. выращивались в Ереванском ботаническом саду на «Участке флоры и растительности Армении». В ERE хранится гербарный материал, взятый с участка в 1948, 1949, 1951 гг. Таксономические признаки культивированных растений по сравнению с признаками исходного материала не претерпели каких-либо изменений.

На территории нашей республики *A. bicolor* собирался в следующих местах: Prov. Megry, m. Gimaran, 6300—7000′, A. Schelkownikov et Kara-Murza, 10 VII 1929 (ERE, 27294, 137912); там же, между развалинами с. Гюмаранц и горой Гюмаранц, 11 VII 1978, Э. Габриэлян (ERE, 137911); там же, между селами Алдара и Апкес, дубово-можжевеловое редколесье, северо-восточный глинистый склон, 8 VI 1982, Н. Ханджян (ERE, 137910); Кафанский р-н, Шикахохский заповедник, с. Неркин Анд, юго-западный каменистый склон, 1900 м, 15 VI 1960, М. Григорян (ERE, 137940); АрмССР, Джаджур, 21 VII 1931, Н. Кецховели (TBI); там же, окр. с. Большой Сариар, на каменисто-щебнистых осыпях, 1600—1800 м, 3 X 1946, А. Ахвердов, Н. Мирзоева (ERE, 110496).

5. *A. elbursensis* Boiss. 1849, Diagn. Pl. Or. Nov. 9 : 45. — *A. schischkinii* Grossh. 1928, Pl. Or. Exs. 9—16 : 18, N 266.

Тип: «In jugo Char Garden supra asadbar in parte occid. montis Elburs, alt. 8000, Kotschy, N 469» (G?).

В среднем горном поясе. В горных степях. — Шир.

Кавказ (Центр. и Южн. Закавказье, Талыш), Юго-Западная Азия (Иран—Эльбурс).

6. *A. gjunaicus* Grossh. 1930, Фл. Кавк. 2 : 338. — *A. mukusiensis* Rech. f. 1952, Symb. Bot. Upsal. 11, 5 : 19.

Тип: «Dister Novo-Bajazet, in montibus supra pagum Satanachatsh, 7—10000′, 17 VII 1923, A. Grossheim» (ERE!).

В среднем и верхнем горных поясах. В степи, на известняковых склонах. — В. Ахур., Шир., Лори, Севан.

Кавказ (Центр., Вост. и Южн. Закавказье).

Мы не имели возможности работать с типом и материалом по виду *A. psoraloides* Lam. (тип: «Anatolia: Cappadocia, Tournefort», P), поэтому воздерживаемся от отождествления *A. gjunaicus* с *A. psoraloides*, как это сделано Борисовой (1946) во «Флоре СССР».

Образец *A. gjunaicus*: Transcaucasia, Armenia, distr. Nor-Bajazet, in monte Inak-Dagh, 23 VII 1928, O. Zedelmejer et T. Gejdeman (ERE, 14449), отличается от обычной формы ланцетовидными, опушенными, несколько удлиненными прицветниками.

Длина междоузлий у этого вида варьирует. Вид, несомненно, занимает промежуточное положение между видами секций *Hololeuce* и *Onobrychium* Boiss.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова А. Г. Секция *Hololeuce* Bunge рода *Astragalus* L. // Флора СССР. М.—Л., 1946. Т. 12. С. 512—522.

Гроссгейм А. А. Обзор кавказских представителей секции *Hololeuce* Bunge рода *Astragalus* L. // Изв. АН АрмССР. 1946. № 7. С. 59—67.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Гроссгейм А. А. Род *Astragalus* L. // Флора Кавказа. 2-е изд. Баку, 1952. Т. 2. С. 245—335.

Манденова И. П. Род *Astragalus* L. // Флора Армении. Ереван, 1962. Т. 4. С. 109—209.

Сытин А. К. Ревизия кавказских астрагалов секции *Hololeuce* Bunge рода *Astragalus* L. // Нов. сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 79—86.

Тахтаджян А. Л. Карта районов флоры Армянской ССР // Флора Армении. Ереван, 1954. Т. 1. С. 6.

Chamberlain D. K., *Matteus V. A.* Genus *Astragalus* L. // Flora of Turkey and Aegean islands. Edinburgh, 1963. Vol. 3. P. 49—245.

Институт ботаники НАН
Республики Армения
Ереван

Получено 14 IX 1994

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29
© 1995

Т. Н. Отнюкова

CLADINA STYGIA (*CLADONIACEAE*, *LICHENES*) В СИБИРИ[1]

T. N. OTNYUKOVA. *CLADONIA STYGIA* (*CLADONIACEAE*, *LICHENES*) IN SIBERIA

Отсутствие *Cladina stygia* в Сибири объясняется тем, что этот вид ранее не выделялся из *C. rangiferina* s. str. T. Ahti (Ahti, Hyvonen, 1985) описал характерные признаки нового вида: красное содержимое пикнидий и черное меланизированное основание отмерших частей. В результате изучения массовых сборов видов рода *Cladina*, проведенных автором на севере Красноярского края, установлено, что *C. stygia* является более обычным по сравнению с *C. rangiferina* видом напочвенного покрова всех типов растительных сообществ арктического сектора и лесной зоны Сибири.

Представители рода *Cladina* являются обычными, массовыми и широко распространенными видами в разных типах растительных сообществ и поэтому сравнительно редко встречаются в сборах специалистов-лихенологов как наиболее легко распознаваемые в природных условиях. К таким видам относится *Cladina rangiferina* (L.) Nyl. Незначительные сборы вида в Сибири не позволили до настоящего времени обнаружить в этом районе выделенный из *C. rangiferina* вид *Cladina stygia* (Fr.) Ahti.

В течение 1990—1992 гг. мною были проведены массовые сборы напочвенных лишайников на севере Красноярского края. Обследованы различные типы растительности — от субарктических тундр (по правому берегу р. Енисей) до бореальных равнинных (в долине Норильской депрессии) и горных (северо-западный, западный и юго-западный секторы плато Путорана) редкостойных лиственничных и елово-лиственничных лесов по долинам и склонам террас рек и озер, на террасовидных и склоновых поверхностях плато. На Енисее были обследованы окр. г. Дудинка, ряд местностей по правому берегу реки до пос. Усть-Порт и его окрестности, в долине Норильской депрессии — среднее течение р. Тукаланда и окр. оз. Малое Хантайское; на плато Путорана — котловины озер Лама (устья рек Бучерама, Бунисяк, Капчук, Микчанда, Нералах, Батык), Мелкое, Глубокое, Кета, Накомякен, Тоннель, средние течения рек Кулюмбе, Горбиачин, устья рек Энде (бассейн р. Курейки), Тоненгда (бассейн р. Северной) (рис. 1).

Проведенные массовые сборы видов рода *Cladina* позволили обнаружить сильно различающиеся морфотипы, которые по основным признакам (подеции пепельно-, синевато- или коричневато-серые, в нижней части чернеющие) относятся к *C. rangiferina*. Они растут отдельными и соприкасающимися дерновинками, резко выделяются на фоне друг друга. Около 30 образцов таких различающихся морфотипов *C. rangiferina* было передано проф. Ahti в Финляндию для идентификации их видовой принадлежности. В результате его определений установлено, что основную массу этих образцов составляет *C. stygia*, меньшую часть — *C. rangiferina*.

Вид *C. stygia* был выделен из *C. rangiferina* и описан Ahti (Ahti, Hyvonen, 1985). При описании вида Ahti установил следующие характерные признаки: красное

---

[1] Название таксона я привожу по работе T. Ahti (Ahti, Hyvonen, 1985).

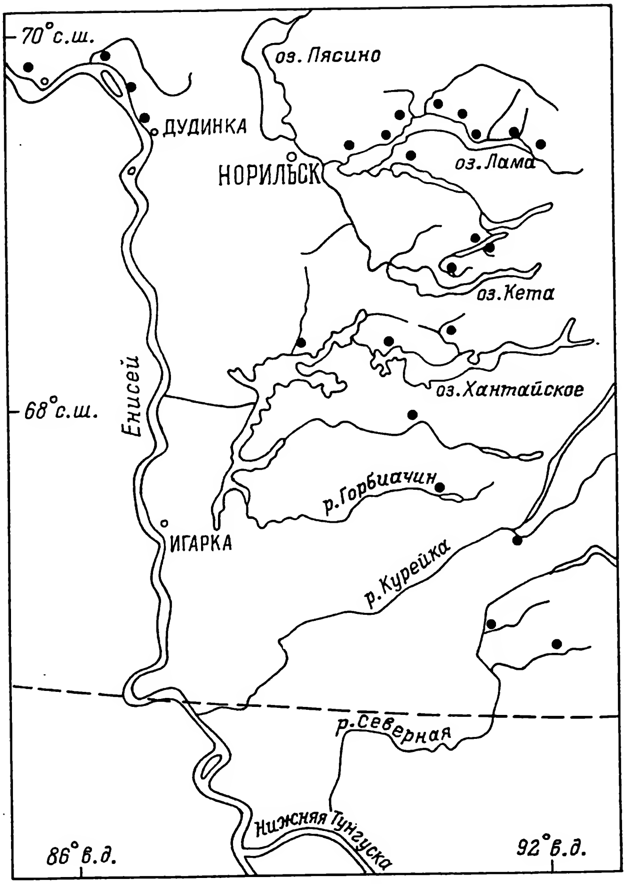


Рис. 1. Пункты сбора лишайников *Cladina rangiferina* и *C. stygia* в арктическом секторе Сибири (Красноярский край).

содержимое пикнидий и черное меланизированное основание отмирающих частей подециев. *C. stygia* распространен в арктических и умеренных широтах Европы, Азии, Северной Америки и является обычным видом влажных и заболоченных местообитаний.

Как отмечает Ahti (Ahti, Hyvonen, 1985), *C. stygia* — «хороший», самостоятельный вид, однако из-за широкой вариабельности *C. rangiferina* иногда бывает трудно отграничить один вид от другого.

Собранные на севере Красноярского края образцы идентифицируются как *C. stygia* и *C. rangiferina* по следующим признакам.

Как видно из рис. 2, габитуально оба вида очень сильно различаются. *C. stigia* имеет более стройные, даже изящные подеции, большей частью разносторонне-раскидисто ветвящиеся и плотно ветвящиеся, с апикальными веточками, тоже отогнутыми большей частью в разные стороны. *C. rangiferina* характеризуется более редким и рыхлым, чаще односторонним, чем разносторонним ветвлением. Междоузлия[2] *C. stygia* короче междоузлий *C. rangiferina*, поэтому отмершее осно-

---

[2] Междоузлиями (internode, по: Ahti, 1961) я называю отрезки подеция между боковыми его ответвлениями. Впервые деление подеция на подобные части провел А. С. Салазкин (1937) в связи с установлением им правильности ежегодного ветвления подеция, но отрезки между боковыми ответвлениями назвал «коленом».

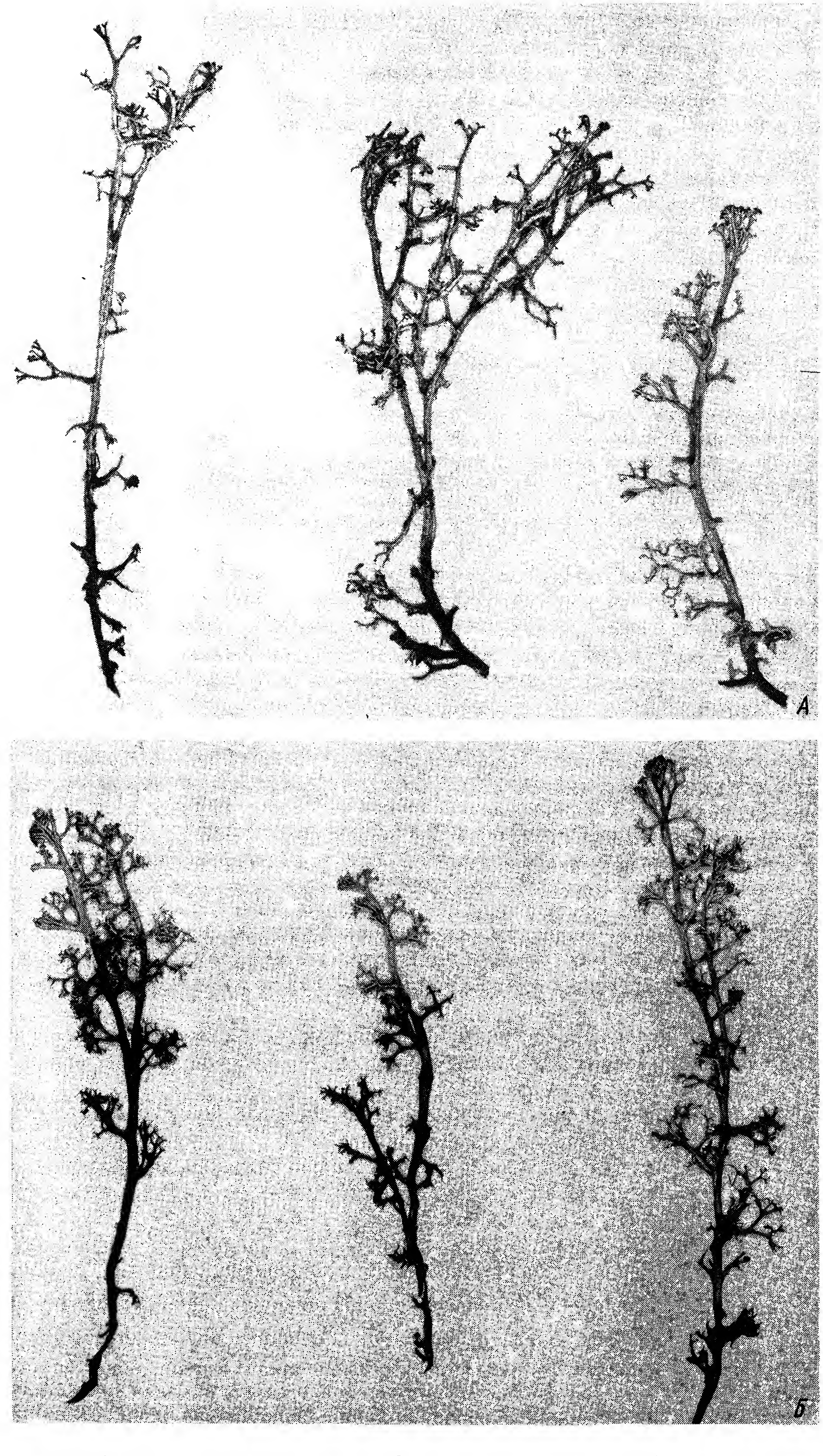


Рис. 2. Внешний вид лишайников, собранных на плато Путорана (нат. величина).
А — Cladina rangiferina, Б — C. stygia.

вание у первого вида наблюдается ближе к верхушке подеция, у второго — ближе к основанию подеция. Средний возраст живой части подеция *C. stygia* составляет (7)8—10(15), а подеция *C. rangiferina* — (7)10—12(17) лет. Меланизированное отмершее основание *C. stygia*, более плотное и жесткое по консистенции, хорошо держит округлую форму подеция и хорошо сохраняется. Отмершее основание *C. rangiferina* более хрящеватое, чаще всего сплющивается и плохо сохраняется, так как быстрее ослизняется и разлагается.

Поверхность верхних 4—5 междоузлий и верхних ветвей *C. stygia* рыхло-войлочно-волокнистая, от шероховатой до ясно бугорчатой, с ясно серовато-зеленоватым оттенком в отличие от толстой, паутинисто-войлочной, почти компактной, пепельно-серого цвета поверхности молодых ветвей *C. rangiferina*.

Бугорки нижней части подециев, образованные переплетением грибных гиф на месте скопления водорослевых клеток (отмирающих или уже отмерших), у *C. stygia* белого цвета, в то время как у *C. rangiferina* они имеют бежевый оттенок. Граница между живой и отмирающей частями подециев, характерная для всех представителей рода *Cladina* и выражающаяся в изменении окраски верхней и нижней частей хрящевидного слоя, особенно заметна у *C. stygia*. Белая по окраске верхняя часть стереома резко отличается от отмирающей его части углисто-черного цвета. У *C. rangiferina* внутренняя поверхность хрящевидного слоя беловатого цвета, отмирая, она тускнеет, становится бежевой, в более нижних частях подеция приобретает коричневатый оттенок, в самой нижней его части иногда становится черно-коричневой, но никогда не бывает углисто-черной.

C. stygia отличается от *C. rangiferina* также наличием красного содержимого в пикнидиях, которое очень часто бывает заметно в гербарии на подециях *C. stygia* в виде красных капель (помарок) в местах скопления пикнидий.

Таким образом, анализ собранного на плато Путорана материала позволил установить, что в Арктике обычным видом наряду с *C. rangiferina* является *C. stygia*. Последние сборы, проведенные в Красноярском крае (р. Нижняя Тунгуска, окр. пос. Тура, 64° с. ш. и 100° в. д.) сотрудницей Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН (ИЛ СО РАН) А. В. Волокитиной в июле 1994 г., показали, что распространение *C. stygia* не ограничено арктическим сектором Сибири.

В связи с этим логично предположить, что во многих списках лишайников, например приводимых только для Арктики с указанием массовости распространения *C. rangiferina* (Мартин, Пийн, 1978; Рябкова, 1982; Андреев, 1984а, б; Журбенко, 1989; Макарова, 1989), *C. stygia* смешивается с *C. rangiferina*.

Выражаю глубокую признательность проф. Touvo Ahti за просмотр гербария лишайников и идентификацию видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев М. П. Систематический состав лихенофлоры Анюйского нагорья // Нов. сист. низш. раст. 1984а. Т. 21. С. 127—136.

Андреев М. П. Лишайники полуострова Ямал // Там же. 1984б. С. 136—140.

Журбенко М. П. Материалы к лихенофлоре плато Путорана // Нов. сист. низш. раст. 1989. Т. 6. С. 110—115.

Макарова И. И. К флоре лишайников низовьев реки Лены // Там же. С. 116—124.

Мартин Ю. Л., Пийн Т. Х. Флора напочвенных лишайников // Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность. Л., 1978. С. 101—123.

Рябкова Т. А. Семейства *Baeomycetaceae*, *Cladoniaceae*, *Stereocaulaceae* на Урале // Нов. сист. низш. раст. 1982. Т. 19. С. 154—164.

Салазкин А. С. Быстрота роста кормовых лишайников // Сов. оленеводство. 1937. Вып. 11. С. 43—53.

Ahti T. Taxonomic studies on reindeer lichens (*Cladonia*, subgenus *Cladina*) // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. «Vanamo». 1961. Vol. 32. N 1.

Ahti T., Hyvonen S. Cladina stygia, a commen overlooked species of reindeer lichen // Ann. Bot. Fenn. 1985. Vol. 22. P. 223—229.

Институт леса им. В. Н. Сукачева
СО РАН
Красноярск

Получено 13 IX 1994

SUMMARY

Cladina stygia (Fr.) Ahti, generally included in *Cladina rangiferina* (L.) Nyl., was described by T. Ahti (Ahti, Hyvonen, 1985). It is characterized by the production of red slime in the conidiomata and strong melanization of the necrotic tissues.

C. stygia is particularly common in wet, boggy habitats throughout the boreal zone, extending to the arctic and temperate areas of Europe, Asia and North America.

In Russia it is indentified for Putorana Plateau and Lower Tunguska both arctic and boreal zone of the Krasnoyarsk region.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.32
© 1995

А. А. Красников, Е. А. Королюк

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *ASTERACEAE* ФЛОРЫ СИБИРИ

A. A. KRASNIKOV, E. A. KOROLYUK. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME MEMBERS OF THE FAMILY *ASTERACEAE* FROM SIBERIAN FLORA

Aster alpinus L., **2n=18.** Горный Алтай, Кош-Агачский р-н: долина р. Куехтанар, устье, № 184, 1990, Красников, Ломоносова, Шауло; Чуйская степь, долина р. Тархатта, № 171, 1990, они же.

A. sibiricus L., **2n=18.** Горный Алтай, Улаганский р-н, дол. р. Чуи, № 149, 1990, Красников, Ломоносова, Шауло; Якутия, пос. Усть-Куйга, пойма р. Яны, 1988, Бубнова, Щенникова.

Brachiactis ciliata (Ledeb.) Ledeb., **2n=18.** Тува, Эрзинский р-н, долина р. Тес-Хем, выше с. Эрзин, № 84, 1989, Жданова, Ломоносова.

Asterothamnus heteropappoides Novopokr., **2n=18.*** Тува, Эрзинский р-н, 1987, Болдырева.

A. poliifolius Novopokr., **2n=18.*** Тува, Тес-Хемский р-н, с. О-Шынаа, № 61, 1989, Жданова, Ломоносова.

Erigenor acer L., **2n=18.** Горный Алтай, Шебалинский р-н, с. Элекмонар, № 194А, 1990, Красников, Ломоносова, Шауло.

E. canadensis L., **2n=18.** Курганская обл., Звериноголовский р-н, с. Звериноголовское, № 2, 10, 1989, Жданова, Ломоносова.

Heteropappus altaicus (Willd.) Novopokr., **2n=18.** Горный Алтай: Улаганский р-н, с. Чибит, № 189, 1990, Красников, Ломоносова, Шауло; Улаганский р-н, долина р. Чуи, № 151, 1990, они же; Онгудайский р-н, устье р. Чуи, № 191, они же; Тува, Тандинский р-н, устье р. Хадын, № 93, 1989, Жданова, Ломоносова, Шауло; окр. г. Кызыл, № 57, 1989, Ломоносова; Тес-Хемский р-н, с. О-Шынаа, № 63, 1989, Жданова, Ломоносова. **2n=36.** Горный Алтай: Улаганский р-н, с. Акташ, № 188, 1990, Красников, Ломоносова, Шауло; Кош-Агачский р-н, Чуйская степь, долина р. Тархатта, № 171, 1990, они же.

H. biennis (Ledeb.) Tamamsch. ex Grub., **2n=18.** Красноярский край: Ужурский р-н, оз. Учум, № 121, 1989, Жданова, Ломоносова, Шауло; Боградский р-н, совхоз Борец, № 114, 1989, они же; окр. г. Абакана, пойма р. Ташеба, № 109, 1989, они же; Шушенский р-н, с. Луговское, № 108а, 1989, они же; Тува, Тандинский р-н, среднее течение р. Хадын, № 97, 1989, они же; Якутия, окр. г. Якутска, 1988, Бубнова, Щенникова.

H. medius (Kryl.) Tamamsch., **2n=36.*** Горный Алтай: Онгудайский р-н, с. Туэкта, № 145а, 1990, Красников, Ломоносова, Шауло; Майминский р-н, с. Элекмонар, № 194а, 1990, они же.

Все изученные гербарные образцы хранятся в Центральном сибирском ботаническом саду (NS). Звездочкой отмечены числа хромосом, определенные впервые.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 24 X 1994

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.1 (47+57)

© 1995

БОРИС СЕРГЕЕВИЧ МОШКОВ

(к 90-летию со дня рождения)

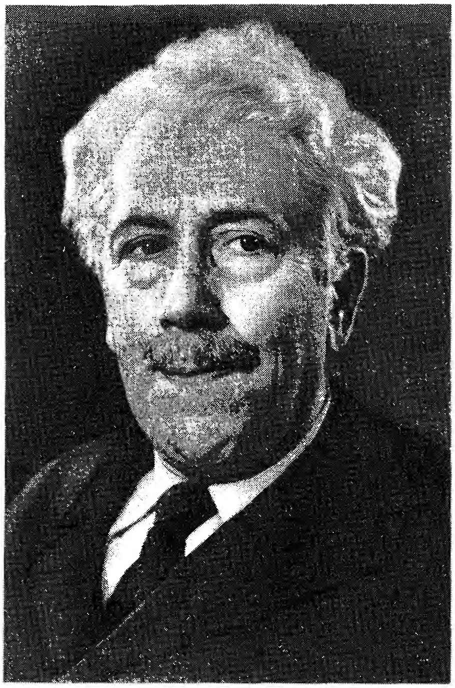
M. F. DANILOVA, T. K. KASHINA. BORIS SERGEEVICH MOSHKOV (TO THE 90-TH ANNIVERSARY FROM HIS BIRTHDAY)

Исполнилось 90 лет видному ученому в области светофизиологии растений, чл.-корр. РАСХН, доктору биологических наук профессору Б. С. Мошкову. Родился Борис Сергеевич в Москве 28 ноября 1904 г. в семье адвоката. Отец его Сергей Александрович Мошков закончил Московский университет. Получив юридическое образование, он начал работать секретарем земской управы в Торжке, а затем в Костромской губернской земской управе был заведующим отделом народного образования. После революции работал в Тверском Пролеткульте. Мать его Варвара Александровна Мошкова (урожденная Дьякова) часто жила летом со своими 4 детьми в имении своего отца — Луганове, в 30 км от Твери. В парке Луганово дедом Бориса Сергеевича по матери А. Н. Дьяковым был организован альпийский участок «Долинка», который был широко известен русским ботаникам. Туда приезжали из Петербурга Регели — отец и сын, Я. К. Кессельринг, а из Москвы — К. А. Тимирязев, С. И. Ростовцев и М. И. Голенкин, который позже сыграл существенную роль в судьбе молодого Б. С. Мошкова. Отец его рано умер, и с 1920 г. Б. С. начал работать по найму, сочетая работу с учением сначала в средней, а затем и в высшей школе.

В 1923 г. Б. С. поступил в Московский лесной институт и в поисках заработка обратился в Ботанический сад Московского университета, где директором тогда был М. И. Голенкин. Эта первая работа Б. С. послужила поводом для рекомендации его М. И. Голенкиным в качестве сотрудника на Тульскую акклиматизационную станцию, которая вскоре вошла в организованный Н. И. Вавиловым Всесоюзный институт прикладной ботаники и новых культур (ныне Всероссийский институт растениеводства). В 1924 г. Б. С., еще будучи студентом 2 курса, стал сотрудником этой станции.

В этом же году его перевели с Тульской станции в Москву на только что организованную Братцевскую станцию новых культур, где он занялся изучением древесных пород, и в частности белой акации. Результаты этой работы впоследствии составили основу его дипломной работы, выполненной уже в Ленинградском лесном институте (теперь Лесотехническая академия), на 3 курс которого он перевелся в 1925 г. После его окончания в 1927 г. Б. С. был утвержден младшим научным сотрудником Отдела натурализации ВИР и занимался вопросами дендрологии, селекции и отчасти физиологии древесных культур. В 1929 г. им были начаты исследования в области фотопериодизма древесных растений и в связи с их успешным развитием, по предложению Николая Александровича Максимова, в 1930 г. Б. С. перешел в возглавляемый Максимовым Отдел физиологии ВИР в качестве старшего научного сотрудника, где и проработал до начала войны.

В 1930 г. появилась первая работа Бориса Сергеевича по фотопериодизму древесных растений, в 1935 г. — вторая «Фотопериодизм и морозоустойчивость мно-



голетних растений», в которой впервые в мировой литературе было сказано, что фотопериодическая реакция осуществляется в листьях. В том же 1935 г. Б. С. была присуждена ученая степень кандидата биологических наук без защиты диссертации. В 1939 г. Б. С. был приглашен в Пермский университет на должность заведующего кафедрой физиологии растений. Н. И. Вавилов отказался отпустить его из ВИР, но разрешил работать в Перми по совместительству, и в 1939/40 учебном году Б. С. возглавлял там кафедру и читал основной курс физиологии растений.

С 1940 г. тоже по совместительству Б. С. читал цикл лекций по экологии сельскохозяйственных растений и лесоводству в Ленинградском сельскохозяйственном институте (г. Пушкин).

После ареста Н. И. Вавилова Борис Сергеевич перешел на работу в Сельскохозяйственный институт и в 1942 г. был эвакуирован вместе с ним из Ленинграда в пос. Павловск Алтайского края. Там Б. С. заведовал кафедрами физиологии растений и лесоводства Алтайского сельскохозяйственного института и был организатором и директором учебно-опытного лесного хозяйства этого института.

В 1945 г. академики Н. А. Максимов и А. Ф. Иоффе предложили Б. С. возглавить лабораторию светофизиологии Агрофизического института в Ленинграде, и он принял это предложение. Кроме того, по просьбе руководства ВАСХНИЛ Б. С. одновременно руководил (по совместительству) восстановлением физиологической лаборатории ВИР в г. Пушкине (до возвращения из армии В. И. Разумова).

В 1947 г. Б. С. защитил докторскую диссертацию, посвященную роли листьев в фотопериодизме, в Институте физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, где его оппонентами были Н. А. Максимов, И. И. Туманов и С. Д. Львов. В 1948 г. Б. С. получил звание профессора по специальности «Физиология растений».

С 1948 г. Б. С., оставив работу в ВИР, все свое время посвятил проектированию и строительству помещений лаборатории светофизиологии растений Агрофизического института и их оснащению, а также развертыванию исследовательских работ в ней, направленных на познание потенциальных возможностей растений. Ему удалось организовать научный коллектив, в котором вместе успешно работали и биологи, и физики, и математики: В. Г. Карманов, С. Л. Пумпянская, Е. И. Ермаков, В. Н. Савин, Г. А. Макарова, В. Л. Судаков, А. Г. Воликов, Л. С. Александрова, Г. А. Одуманова, Н. В. Хованская, Н. И. Плотникова, И. В. Селицкая, А. А. Иоффе, Л. Я. Фукшанский, М. П. Клочкова, Т. М. Радомысльская, Л. П. Великанов, Т. К. Кашина и др.

27 июля 1960 г. Борис Сергеевич был избран членом-корреспондентом ВАСХНИЛ по специальности «Физиология растений». В 1966 г. был введен в состав Высшей аттестационной комиссии (по секции биологических и сельскохозяйственных наук), в которой и проработал более 11 лет.

Вся 70-летняя научная деятельность Б. С. Мошкова связана с изучением роли света в жизни растений. Широкую известность ученому принесло открытие физиологической роли листа как органа, воспринимающего фотопериод. Б. С. заложил основы промышленного растениеводства в регулируемых условиях с использованием электрического освещения, благодаря тому что доказал возможность полной замены солнечного света интенсивным излучением электрических ламп (он получал в светоустановках по 6—20 урожаев в год в зависимости от культуры). Если в ВИР и ЛСХИ основными объектами работы Б. С. были древесные растения, то в АФИ — травянистые, среди которых значительное место заняла пшеница. Именно на этой, казалось бы, хорошо изученной культуре удалось выяснить, что яровые и озимые отличаются друг от друга по длительности ювенильных периодов — коротких у яровых и длинных у озимых.

Созданная Б. С. в Агрофизическом институте экспериментальная база позволила значительно расширить и углубить фотопериодические исследования и подойти к выяснению механизма фотопериодической реакции. По мнению Бориса Сергеевича, в основе ее могут лежать явления, аналогичные условным рефлексам животных.

Научное творчество Б. С. Мошкова нашло отражение в более чем 200 работах, главнейшие из которых приведены в конце статьи.

В настоящее время Борис Сергеевич работает в качестве советника директора Агрофизического института. Он считает, что назрела необходимость создания специального раздела физиологии растений, посвященного проблеме «Солнце, Земля и Растение», и готовит монографию на эту тему под названием «Фитокосмология», в которой на основе анализа уже опубликованных и новых результатов заново пересматривает общепринятые литературные представления об онтогенезе и особенно об актиноритмизме растений.

В педагогической деятельности Б. С. всегда стремился передать свой богатый опыт тонкого экспериментатора и свою увлеченность наукой молодому поколению исследователей. Под его руководством подготовлены более 30 кандидатов и 3 доктора биологических и сельскохозяйственных наук. За заслуги в научной и педагогической деятельности Б. С. Мошков награжден орденами Ленина, Трудового Красного Знамени и медалями.

Сердечно поздравляем Бориса Сергеевича со славным юбилеем, желаем доброго здоровья и дальнейших творческих успехов.

СПИСОК НАИБОЛЕЕ ВАЖНЫХ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Б. С. МОШКОВА

Главнейшие результаты изложены в нескольких монографиях.

1961. Фотопериодизм растений. М.—Л. 318 с.

1966. Выращивание растений при искусственном освещении. Л. 288 с.

1973. Роль лучистой энергии в выявлении потенциальной продуктивности растений. М. 60 с. (32-е Тимирязевское чтение).

1987. Актиноритмизм растений. М. 272 с.

Из многочисленных журнальных статей имеют первостепенное значение следующие.

1935. Фотопериодизм и морозоустойчивость многолетних растений // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Сер. 3. № 6. С. 235—261.

1936. Роль листьев в фотопериодической реакции растений // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Сер. А. № 17. С. 25—30.

1969. Получение новых высокопродуктивных форм путем межродовой гибридизации в семействе крестоцветных // Генетика. Т. 5. № 8. С. 92—102. (Совместно с Г. А. Макаровой).

1988. Актиноритмизм и космобиология // Сб. тр. Агрофизического ин-та «Основы управления ростом и продуктивностью растений в регулируемых условиях». Л. С. 16—31.

1991. Основные физиологические различия ранних и поздних биотипов пшеницы // Вестн. с.-хоз. науки. № 4. С. 33—41.

Актиноритмические закономерности полового воспроизведения растений // Вестн. с.-хоз. науки. № 12. С. 61—71.

1992. Характеристика физиологических реакций растений на климатические факторы // Сб. тр. Агрофизического ин-та «Почва и растение — процессы и модели». Л. С. 95—101.

М. Ф. Данилова, Т. К. Кашина

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 7 XII 1994

Редколлегия Ботанического журнала присоединяется к поздравлениям юбиляра Б. С. Мошкова — старейшего члена ВБО и шлет ему наилучшие пожелания.

УДК 92 : 58 (47+57)

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 4

Б. С. Мошков

МОИ НАУЧНЫЕ ИНТЕРЕСЫ СФОРМИРОВАЛИСЬ ПОД ВЛИЯНИЕМ Н. И. ВАВИЛОВА

B. S. MOSHKOV. MY SCIENTIFIC INTERESTS WERE FORMED UNDER THE INFLUENCE OF N. I. VAVILOV

Николая Ивановича Вавилова я увидел впервые в начале 1925 г., вскоре после его возвращения из Афганистана, в помещении, где размещалась московская часть его института. На этой встрече вместе с сотрудниками института были коллеги из Тимирязевской сельскохозяйственной академии. Николая Ивановича попросили рассказать о результатах экспедиции. Рассказ Вавилова длился около двух часов. Говорил он просто, но в то же время живо и веско. Так может говорить только тот, кто хорошо знает, о чем и зачем он говорит, кто ясно видит цель своей жизни и работы и способен тут же в разговоре творить и создавать новое. Затем, как бы проверяя себя и советуясь со своими коллегами, Николай Иванович набросал план ближайших посевов семенных коллекций, привезенных из Афганистана, в различных опытных учреждениях и наметил основной цикл физиологических, биохимических, генетических и селекционных исследований. Это выступление Вавилова вызвало у меня желание ознакомиться с его основными опубликованными работами. В то время наибольшей популярностью пользовалась работа Николая Ивановича «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости», поэтому я прежде всего прочитал ее.

В 1925—1938 гг. я работал под Москвой на Братцевской станции Института прикладной ботаники и новых культур, где в основном занимались древесными и декоративными культурами. Моей личной научной работой было выяснение значения географического происхождения семян белой акации для ее зимостойкости. Заключалась эта работа в том, что на одном и том же опытном участке выращивалось большое количество растений белой акации из семян, собранных более чем из 50 различных географических зон, начиная с юга Архангельской обл. и кончая Таджикистаном. Такая же, но несколько меньшая по числу образцов коллекция белой акации высевалась в Валках под Харьковом. При проведении подробного морфологического изучения всех растений с учетом их фенологических особенностей, а также результатов их перезимовок в открытом грунте удалось обнаружить,

Н.И. Вавилов рассматривает новые сорта пшеницы.
(Конец 30-х годов).

что во всех образцах варьируют аналогичные морфологические и физиологические признаки. Когда по этим показателям по образцу таблиц гомологических рядов Н. И. Вавилова была составлена общая таблица для всех растений, входящих в данную географическую коллекцию белой акации, обнаружилось поразительное сходство изменений наблюдавшихся признаков по всем образцам. Белая акация оказалась чрезвычайно удачным объектом для подобных исследований. При узком естественном ареале, приуроченном к району Аллегамских гор (33—41 ° с. ш. и 75—85 ° з. д.), этот вид в настоящее время все больше распространяется в разнообразные географические районы Земли главным образом при помощи человека.

В один из редких приездов Николая Ивановича на Братцевскую станцию я имел возможность продемонстрировать ему мою таблицу и живые растения всей коллекции белой акации и увидел, как это его заинтересовало. Он тут же посоветовал мне оформить мои наблюдения в виде научной статьи для Трудов по прикладной ботанике, что и было сделано, правда, несколько позже. Одновременно он предложил начать новый этап работы, разместив белую акацию и еще два-три древесных вида в различных микроэкологических условиях станции, расположенной на территории с глубокими оврагами и крутыми склонами к долине р. Сходни. Для организации этой работы по схеме, предложенной Николаем Ивановичем, по его просьбе в Братцево приехал Николай Александрович Максимов, вместе с которым и были разработаны схема этих посадок и методика физиологических наблюдений. Таким образом, Николай Иванович впервые познакомил меня с руководителем Отдела физиологии ВИР Максимовым, что в некоторой степени и определило мой переход в руководимый им отдел. Правда, была и еще одна важная причина моего увлечения физиологией. Она заключалась в том, что, сравнивая поведение одних и тех же образцов растений белой акации под Москвой и под Харьковом, мы выявили необычное явление. Все растения белой акации росли скорее и давали наибольшую растительную массу под Москвой в условиях более холодного лета и более бедной нечерноземной почвы. Для объяснения этого неожиданного явления пришлось заняться недавно открытым американскими исследователями Гарнером и Аллардом фотопериодизмом, который привлек внимание Вавилова, особенно после того как он ознакомился в США с их работами, и который увлек и меня в мир светофизиологических проблем.

Мои первые фотопериодические исследования, результаты которых были опубликованы в 1930 г. в Трудах по прикладной ботанике, генетике и селекции, начались в 1929 г. в Царском Селе (Детском Селе). Объектами их были белая акация (пять различных географических образцов), два вида ивы (северная и южная) и один образец амурского бархатного дерева. Все контрольные растения находились в условиях длинных естественных дней и коротких ночей, а опытные — в фотопериодических режимах: 10 ч света, 14 ч темноты и 15 ч света, 9 ч темноты.

Через 20 дней после начала опыта были обнаружены резкие различия между опытными и контрольными растениями, особенно яркие у сеянца белой акации. Ее растения в условиях 10-часового дня за это время уже закончили рост, имея всего 15 мм высоты, в то время как на естественном полном освещении акация росла до морозов и достигала 500—600 мм. Кроме того, опытные и контрольные растения отличались друг от друга по морфологическим и анатомическим признакам и по химическому составу, особенно по содержанию в своих тканях крахмала. Мало этого, весной 1930 г. все контрольные растения оказались замерзшими, а опытные — живыми. Такой результат вызвал большой интерес и у Н. А. Максимова и у Н. И. Вавилова. Это привело к моему переводу из Отдела натурализации в Отдел физиологии и к организации внушительного по размерам и оборудованию фотопериодического участка.

Не могу не отметить, что именно Николай Иванович как директор института помог мне быстро организовать в Пушкине на газоне прямо напротив главного входа в бывший великокняжеский дворец оригинальный фотопериодический участок, состоящий из 50 двойных фанерных кабин и площадки, над которой размещалось большое количество электрических светильников с мощными лампами накаливания для ночного освещения растений. Кабины высотой в 3 м и длиной в 11 м, выкрашенные снаружи в белый цвет, выглядели очень внушительно, особенно в раздвинутом виде на фоне находящихся между ними различных, главным образом древесных видов.

Бывая летом в Пушкине, Николай Иванович часто заходил на этот участок и знал, и помнил об опытах, которые там проводились. Нередко он демонстрировал его иностранным ученым, обычно начиная именно с него знакомство приезжих с пушкинскими лабораториями ВИР. Однажды, придя в этот фотопериодический питомник, он сказал мне: «Завтра привезу сюда (в Пушкин) большую группу иностранных ученых и, знаете, я обещал показать им единственную в нашей стране собственную деревню доктора Мошкова. Ведь Ваш замечательный участок и впрямь похож на очень хорошо распланированную деревню». Эту свою шутку Николай Иванович с той поры начал повторять почти при каждом визите различных посетителей Пушкина, что всегда вызывало оживление и повышало внимание гостей, особенно зарубежных, к рассказу Вавилова.

Следует добавить, что подобная, но более скромная «деревня» была тоже с помощью Николая Ивановича организована и Сухумским отделением ВИР, где в основном изучалась фотопериодическая реакция субтропических видов. Именно наличие этих двух «деревень» позволило ВИР занять, несомненно, ведущее место в фотопериодических исследованиях, а мне — создать на их основе современное учение об актиноритмизме растений, проверенное затем в АФИ на опытах, проведенных в полностью контролируемых условиях искусственного освещения.

Знакомясь с опытами и их результатами, Николай Иванович всегда был не только внимательным и заинтересованным слушателем, но и доброжелательным критиком, дающим, если это необходимо, советы, направленные на повышение достоверности вновь полученных экспериментальных данных. Мало этого, он умел, как никто, найти самые действенные доводы в пользу необходимости проведения почти фантастических исследований, если они сулили новые открытия. Примером этого может служить письмо, полученное мною от него в Сухуми при организации первых физиологических исследований субтропических многолетних растений. В нем были такие удивительные строки: «Впереди нужно сделать горы. Заставить у нас расти хинное дерево, заставить яблони цвести от семян через несколько месяцев, персики плодоносить месяца через три-четыре после посева семян. Неплохо было бы заставить хинные прутики, которые у нас растут, накапливать процентов до 10 хинина вместо одного процента. Повторяю: задач перед физиологом и физиологией гора. Жду от Вас подвигов». И вот через год-два после получения этого письма «хинные прутики» при помощи соответствующих фотопериодических воздействий превратились в растения, дающие за вегетацию по сравнению с контролем в 6 раз бóльшую растительную массу (в основном листьев), и общая сумма алкалоидов отдельных растений вместо 1 достигла 30 %. А двухлетние и даже некоторые плодовые кустарники типа смородины стали цвести и плодоносить или на первом, или на втором году жизни. Таким образом, проблема выращивания хинного дерева в виде однолетней черенковой культуры (по типу гераниевых плантаций) была решена, но не была использована только потому, что к этому времени появился заменивший хину синтетический препарат «акрихин», успешно излечивший малярию и стóящий значительно дешевле хинина.

Некоторые итоги этих работ печатались по представлению Н. И. Вавилова или в Трудах института (ВИР) или главным образом в Докладах Академии наук. Все они вызывали его одобрение новизной и надежностью полученных результатов, причем две из них привлекли его особое внимание и получили высокую оценку. Так, когда я принес ему статью «Фотопериодизм и иммунитет» для направления в Доклады, он читал и перечитывал ее, любуясь изображением листьев черной смородины, по-разному пораженных телейтоспорами ржавчинного гриба в зависимости от фотопериодических условий выращивания растений, а затем сказал с уверенностью: «Эта Ваша работа войдет во все монографии мира как по иммунитету, так и по физиологии растений».

Вторая моя работа, которую Николай Иванович считал наиболее важной, была посвящена доказательству того, что органом растения, воспринимающим фотопериод, является лист. Он настолько заинтересовался природой этого явления, что для выяснения его предложил руководителю Отдела биохимии ВИР профессору Н. Н. Иванову переключить основную часть своих сотрудников на решение этой фундаментальной проблемы. Поговорив со мной, Н. Н. Иванов с группой сотрудников провели многообразные биохимические анализы листьев и других вегетативных частей растений хризантемы крупноцветной и периллы масличной. Особенное внимание уделялось характеристике листьев, получавших в разные периоды онтогенеза фотопериоды, как вызывающие переход растений к цветению, так и полностью исключающие его. Работа по анализу большого количества листьев и почек проводилась ежедневно в течение 3—4 летних месяцев 1935 г. практически всем достаточно многочисленным коллективом Отдела биохимии ВИР под непосредственным руководством М. Н. Смирновой. К сожалению, принципиальных биохимических различий между контрольными и опытными вариантами как в листьях, так и в конусах нарастания обнаружить не удалось. Николай Иванович заметил по этому поводу, что биохимия еще не имеет способов обнаружения самых интересных и важных физиологически, несомненно, существующих в листьях химических изменений.

Его неизменное внимание к изучению фотопериодической реакции листьев в конце лета 1936 г. проявилось неожиданным для меня образом. Найдя меня на фотопериодическом участке, он недовольно сказал мне: «Вчера в Москве, в Институте физиологии растений я видел опыты, выясняющие роль листьев в фотопериодизме, очень похожие на Ваши, а в издательстве узнал, что результаты их уже спешно публикуются. Сколько раз я повторял Вам, что нужно писать, а не только экспериментировать и делать доклады. Сейчас бросьте все и напишите статью страниц в семь. Дайте мне ее через два дня в готовом виде и я вставлю ее в уже находящийся в печати очередной номер „Социалистического растениеводства"». Через два дня я принес Николаю Ивановичу просимую им статью о роли листьев в фотопериодической реакции растений. Он при мне тут же прочитал ее и, вызвав заведующего издательством ВИР, попросил его немедленно отвезти статью в типографию, а мне сказал, что делает это не только для меня, но главным образом для демонстрации приоритета ВИР в выяснении этого важнейшего физиологического явления.

Николай Иванович всегда придавал большое значение тому, чтобы новые достижения науки доходили до молодых людей, обучающихся в вузах. В этих целях он предложил мне создать оригинальный курс экологии сельскохозяйственных растений и читать его в Ленинградском сельскохозяйственном институте (г. Пушкин) по совместительству. Видя мое удивление, он сказал, что это будет полезно и для меня как физиолога, и для ВИР, и для студентов и что у него скопилось большое количество статей на эту тему и есть недавно вышедшая в Италии монография «Экология пшениц», написанная профессором Аццц. Тут же предложил мне заходить к нему вечером домой для совместного конспектирования имеющихся материалов и составления программы этого важного для будущих агрономов курса. Так был написан и прочитан студентам четвертого курса новый для них раздел биологической науки, связанный и с физиологией, и с растениеводством.

Для скорейшей разработки проблемы получения нескольких генераций растений в год Н. И. Вавилов вместе с Н. А. Максимовым приняли непосредственное участие в организации в Физико-агрономическом институте, возглавляемом академиком А. Ф. Иоффе, лаборатории светокультуры и светофизиологии. С мая 1932 г. в ней начались работы с использованием электрического освещения, руководил которыми В. П. Мальчевский. Вскоре после их начала Николай Иванович, встретившись со мной, сказал, что считает эти работы интересными, но они почему-то вызывают неудовольствие членов президиума ВАСХНИЛ, и что он считает необходимым выступить в их защиту, написав соответствующий доклад об их практическом и теоретическом значении. Для его написания нужны подробные данные об уже имеющихся результатах и о дальнейших планах их развития. В связи с этим он просит меня поехать в лабораторию светокультуры и светофизиологии, внимательно ознакомиться с ее состоянием и первыми результатами опытов, поговорить с их авторами и с директором А. Ф. Иоффе и все собранные сведения письменно изложить ему. Я охотно выполнил задание Николая Ивановича, и это его поручение дало мне возможность детально осмотреть лабораторию, в которой мне пришлось начать работу после войны, а также и познакомиться с Абрамом Федоровичем Иоффе. Доклад в защиту этих работ Вавиловым был написан и сыграл свою положительную роль.

Мне остается только выразить свое безграничное сожаление по поводу того, что Николай Иванович не дожил до начала исследований в заново организованной мною лаборатории светофизиологии АФИ и не увидел их результатов, расширивших представления о потенциальных возможностях растений в формировании необычно высоких урожаев семян (зерен), плодов и общей вегетативной массы; он не узнал, в частности, о получении трех поколений озимых пшениц в год при небывало высоком коэффициенте размножения (до 2000 зерен на одно посеянное).

В заключение этой статьи я считаю возможным привести выдержки из официального письма Н. И. Вавилова, адресованного в 1940 г. ЦК КПСС и Наркому земледелия и содержащего протест против изменения состава Ученого совета ВИР. Это письмо было опубликовано Алексеем Аджубеем в журнале «Огонек» в связи со 100-летием со дня рождения Н. И. Вавилова.

В этом письме Вавилов писал: «Из состава Совета института, действовавшего до настоящего времени, распоряжением Президента изъяты наиболее крупные научные работники... Сколько могу понять, по принципу изъятия главным образом лиц, придерживающихся научных воззрений иных, чем Т. Д. Лысенко. Кроме докторов, изъяты из состава научного совета ряд кандидатов наук, заканчивающих подготовку докторской диссертации, и в то же время наиболее авторитетных работников в соответствующих областях растениеводства, как Б. С. Мошков, талантливый физиолог, имеющий большое количество работ по фотопериодизму у растений». («Огонек». 1987. № 47. С. 14).

Моя последняя встреча с Николаем Ивановичем Вавиловым была летом 1940 г. перед его отъездом в последнюю экспедицию. В это время из Пермского университета мне пришло приглашение заведовать кафедрой физиологии растений. Так как в ВИР обстановка была далеко не нормальной, я просил Николая Ивановича отпустить меня. Но вместо этого он взял с меня слово, что, пока он является директором, я не уйду из ВИР.

Для меня Николай Иванович Вавилов остался человеком, который больше, чем кто-нибудь другой, определил мою научную судьбу и, что еще важнее, судьбу физиологии развития растений, обязанной ему очень многим и в теоретическом, и в практическом плане.

Получено 9 VI 1994

УДК 92:581.5 (47+57)

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 4

АКАДЕМИК АН РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ ВИКТОР ИВАНОВИЧ ПАРФЕНОВ

(к 60-летию со дня рождения)

B. I. YAKUSHEV, G. F. RYKOVSKY, G. V. VYNAYEV. MEMBER OF THE ACADEMY OF SCIENCES OF BYELORUSSIA VICTOR IVANOVICH PARFENOV (TO THE 60-TH ANNIVERSARY FROM HIS BIRTHDAY)

23 сентября 1994 г. исполнилось 60 лет известному ботанику, Президенту Белорусского ботанического общества, лауреату Государственной премии Республики Беларусь, академику Академии наук Беларуси, доктору биологических наук профессору Виктору Ивановичу Парфенову. Родился он в д. Прудки Починковского р-на на Смоленщине в семье крестьянина. В 1952 г. В. И. с отличием закончил Буда-Кошелевский лесной техникум и в том же году поступил на лесохозяйственный факультет Белорусского лесотехнического института. После окончания института в течение 2 лет он работал таксатором в Белорусском лесоустроительном предприятии «Леспроект». Эти годы явились хорошей практической школой для познания лесной растительности Белоруссии.

Глубокий интерес к избранной им специальности определил его дальнейшую судьбу как ученого. Свою научную деятельность В. И. Парфенов начал в качестве младшего научного сотрудника в отделе геоботаники Института биологии АН БССР (ныне Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича Академии наук Беларуси) под руководством известного лесоведа академика АН Белоруссии И. Д. Юркевича. Здесь В. И. участвует в геоботаническом изучении и картировании лесных сообществ. Первым объектом его исследований были сероольховые леса, находящиеся в Белоруссии на южном пределе своего распространения. Результаты этой работы были опубликованы в книге «Сероольховые леса и их хозяйственное использование» (в соавторстве с И. Д. Юркевичем и В. С. Гельтманом, 1963). Ею заинтересовались не только наши, но и польские специалисты в области лесного хозяйства.

С 1962 г. В. И. становится аспирантом Института биологии АН БССР. Тема его кандидатской диссертации «Исследование еловых лесов и внутривидовой изменчивости ели обыкновенной на юге ареала (в Полесье)» была весьма актуальной, так как ель на территории Белоруссии является одной из основных лесообразующих пород. По разработке этой темы можно было судить о многогранности и оригинальности подходов В. И. Парфенова к объекту изучения. Автор изучил вопросы хорологии, экологии, ценологии, биологии и внутривидовой систематики ели, и оказалось, что это исследование предопределило научные интересы В. И. Парфенова, в первую очередь в области поведения видов на границах своих ареалов. В 1964 г. он успешно защищает кандидатскую диссертацию и становится одним из ведущих специалистов в данной области. Результаты этого и других исследований нашли отражение в таких крупных его монографиях, как «Растительный покров Белоруссии» (1969) и «Типы и ассоциации еловых лесов» (1971). В связи с этим закономерным явилось присуждение В. И. Парфенову наряду с другими сотрудниками лаборатории геоботаники Государственной премии БССР в области науки за цикл работ по исследованию растительного покрова республики.

С 1965 г. В. И. Парфенов — ученый секретарь Совета по координации научной деятельности АН БССР. Вместе с тем он не оставляет своих исследований в Институте экспериментальной ботаники. В 1967 г. ему присваивается звание старшего научного сотрудника.

В 1968 г. он возглавляет старейшее подразделение Института — лабораторию флоры и гербария (впоследствии лаборатория флоры и систематики растений). Несомненная заслуга В. И. состоит в том, что под его руководством лаборатория вышла на передовые рубежи ботанической науки. Этому благоприятствовали пополнение руководимого им коллектива лаборатории способными молодыми исследователями, опиравшимися на опыт старших коллег, а также фундаментальность и актуальность тематики исследований. Под его руководством в лаборатории флоры и систематики растений выполнены следующие научно-исследовательские работы: «Изменение флоры Полесья под влиянием осушения земель» (1968—1975), «Изменение флоры под влиянием антропогенных (техногенных) факторов» (1976—1982), «Распространение, научные основы заготовки и охраны основных видов дикорастущих лекарственных растений» (1976—1980), «Оценка степени антропогенной трансформации разнотипных природных комплексов и состояния естественного генофонда в связи с разработкой территориальной схемы комплексного использования природных ресурсов и охраны природы Белоруссии» (1981—1985), «Флора заповедных территорий (современное состояние, динамика и охрана редких видов)» (1983—1987), «Биосистематическое изучение флоры охраняемых территорий» (1988—1991), а также ряд хоздоговорных тематик; в настоящее время ведется работа по теме «Флора Беларуси (таксономический состав, морфология, биология, экология, география и хозяйственное значение растений)» (1992—1996).

В. И. Парфенову присущи высокая требовательность и взыскательность, которые гармонично сочетаются с заботой и чуткостью, ненавязчивостью и терпением в разъяснении своих позиций, стремлением понять и поддержать дух творчества, помочь каждому сотруднику найти правильное и перспективное решение задач ботанической науки.

С приходом в лабораторию В. И. сразу же организует флористические экспедиции и лично руководит ими, удачно сочетая флористические и геоботанические методы изучения растительного покрова. Результаты интенсивных флористических исследований нашли отражение в ряде книг, в том числе в «Хорологии флоры Белоруссии» (в соавторстве в Н. В. Козловской, 1972). Этот труд, являющийся логическим продолжением на современном уровне работ известного исследователя белорусской флоры О. С. Полянской (1925—1931), привлек внимание не только ботаников бывшего СССР, но и ученых за рубежом. С глубоким чувством признательности В. И. вспоминает своего основного флористического наставника Н. В. Козловскую, привившую ему интерес к фитогеографии и фитохорологии.

Еще во время работы над кандидатской диссертацией внимание В. И. Парфенова привлекло Полесье как важнейший фитогеографический рубеж, определяющий, в частности, «полесскую фитохорологическую дизъюнкцию» в ареалах многих видов различного географического происхождения. К дальнейшему исследованию флоры данного региона В. И. побудило начавшееся в конце 60-х годов широкомасштабное осушение болот и заболоченных земель Полесья. При этом он обращался к классическим трудам Г. И. Танфильева, И. К. Пачоского, В. С. Доктуровского, С. Кульчинского и др., сопоставляя прошлые и современные флористические материалы. Это позволило выявить основные закономерности динамики флоры под влиянием осушительной мелиорации и других антропогенных факторов. Итоги этой работы опубликованы в книге «Динамика лугово-болотной флоры и растительности Полесья под влиянием осушения» (в соавторстве с Г. А. Ким, 1976). В ней освещена проблема изменения природно-растительных комплексов под воздействием кратковременного интенсивного и длительного экстенсивного осушения, дан прогноз динамики флоры Полесья, а также поставлен вопрос о необходимости охраны флоры и растительности этого уникального региона.

С 1971 г. В. И. Парфенов — заместитель директора по научной работе, а через 2 года — директор ИЭБ АН БССР. Упорный и целенаправленный труд В. И. в области изучения растительного покрова Полесья, несмотря на большую административную загруженность, завершается успешной защитой в 1975 г. докторской диссертации на тему «Современные антропогенные изменения флоры и растительности Белорусского Полесья». В этом крупном исследовании дан анализ современного состояния флоры и растительности Белорусского Полесья, показаны закономерности их антропогенных изменений, предложены принципы и пути охраны флоры и растительных комплексов. Тем самым В. И. Парфеновым было создано новое научное направление в изучении растительного покрова — исследование антропогенной динамики флоры и растительности, получившее затем дальнейшее развитие в республике. Актуальность его не вызывает сомнения, поскольку и в настоящее время это одна из важнейших проблем ботанической науки. Другая важнейшая проблема — охрана и рациональное использование растительных ресурсов — также была освещена в работах В. И. Парфенова. Особое внимание В. И. обратил на необходимость охраны территориальных растительных комплексов путем организации различных видов особо охраняемых природных территорий — заповедников, заказников, национальных парков, а также памятников природы.

На основе интенсивных флористических исследований сотрудниками лаборатории выделены виды, нуждающиеся в первоочередной охране, которые включены в «Красную книгу Белорусской ССР» (1981), второе издание которой (значительно дополненное и структурно улучшенное) вышло в свет в 1993 г. В. И. Парфенов является одним из редакторов и авторов обоих изданий Красной книги. По его глубокому убеждению, для успешной охраны флоры нельзя ограничиваться пределами только Белоруссии, необходимо проявлять инициативу и готовность к взаимодействию с ботаниками соседних республик. Плодами такого творческого сотрудничества явились межреспубликанские издания «Охрана важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии и Молдавии» (1980), а также «Редкие и исчезающие виды растений Белоруссии и Литвы» (1987).

Особую веху в творчестве В. И. составили такие работы, как «Обусловленность распространения и адаптация видов растений на границах ареалов» (1980), «Флора Полесья» (1983) и «Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии» (в соавторстве, 1985).

В них отражены результаты созданной В. И. флористической школы в области изучения популяций растений в экстремальных условиях на границах ареалов, в исследовании путей миграции растений в современных условиях и закономерностей динамики флоры под воздействием техногенеза. В лаборатории флоры и систематики растений под руководством В. И. Парфенова в этом аспекте последовательно ведутся исследования с применением таких современных методов систематики, как кариологический и биохимический: от общефлористического изучения территории республики к углубленному исследованию флоры особо охраняемых природных территорий, затем к развернутому биосистематическому изучению представителей флоры и, наконец, к подготовке планируемого фундаментального многотомного труда «Флора Беларуси». Эта работа должна стать итогом многолетнего изучения флоры республики с обобщением всего, что было достигнуто со времени первого издания пятитомной «Флоры БССР», опубликованной в 1949—1959 гг.

В таком ключе выполнена, например, монографическая обработка рода *Salix* L. — «Ивы (*Salix* L.) Белоруссии» (1986) (в соавторстве с И. Ф. Мазаном), посвященная таксономии, фитоценологии и ресурсам этой сложной систематической группы.

Нельзя не упомянуть и выполненной в лаборатории под руководством В. И. крупной работы — разработка научной основы охраны растительного покрова Белоруссии для «Схемы рационального размещения охраняемых природных территорий по Белорусской ССР» (1983). Эти материалы базируются на двух важнейших положениях — ландшафтно-экологическом подходе и оригинальном принципе природоохранно-миграционных русел. В последнем предусмотрено подлинно радикальное решение проблемы региональной охраны органического мира путем объединения сети особо охраняемых природных территорий в одну, территориально непрерывную систему так называемых природоохранно-миграционных русел, что должно обеспечивать нормальное протекание миграционных и микроэволюционных (в том числе адаптивных) процессов и сохранение генофонда биоты.

В. И. Парфенов — инициатор или соавтор ряда рекомендаций и предложений, принятых директивными органами республики, в частности нашедшие широкое практическое применение «Методические рекомендации по оценке влияния мелиоративных систем на экологические комплексы мелиорированных и прилегающих территорий», материалы по обоснованию создания ряда государственных заказников и по разработке научно-технических прогнозов.

В последние годы опубликованы две книги — «Кариология флоры как основа цитогенетического мониторинга» (в соавторстве с С. А. Дмитриевой, 1992) и «Флора Березинского биосферного заповедника» (в соавторстве, 1992). Первая из них — единственная в СНГ кариологическая сводка по одному из существующих в мире биосферных заповедников. В настоящее время находятся в печати крупные работы, выполненные под руководством и при личном участии В. И. Парфенова: «Определитель растений Беларуси», «Система особо охраняемых природных территорий Беларуси», «Радиоактивное загрязнение природных почвенно-растительных комплексов Беларуси».

Большое и неизменное, можно сказать, первостепенное внимание В. И. уделяет подготовке высококвалифицированных кадров, памятуя о том, что без надежной смены — «подроста» наука не имеет будущего. Под руководством В. И. подготовлено 11 кандидатов наук. Он всячески стимулирует подготовку сотрудниками докторских диссертаций; при его научной консультации написано 5 докторских диссертаций. Все это связано с основной установкой В. И. Парфенова — создать надлежащие условия для выполнения прежде всего фундаментальных исследований.

Не остался В. И. в стороне и тогда, когда Белоруссию постигла Чернобыльская трагедия. В первые же тревожные дни он находился в аварийной зоне в составе специально созданной Правительственной комиссии по ликвидации последствий аварии на Чернобыльской АЭС. Он и сейчас изучает ее последствия.

В бытность В. И. Парфенова директором ИЭБ АНБ во многом благодаря его эрудиции и таланту организатора это ботаническое учреждение заняло достойное место в системе учреждений Академии наук Белоруссии. По его инициативе был образован ряд новых лабораторий — фитомониторинга, устойчивости и продуктивности лесных экосистем, растительных ресурсов и радиопротекторов и др., заметно возрос контингент докторов наук, труды сотрудников трижды отмечались Государственной премией Белоруссии. За достигнутые успехи в развитии биологических исследований и подготовке научных кадров Институт был награжден орденом Трудового Красного Знамени.

В. И. всегда придавал большое значение становлению связей с учеными стран ближнего и дальнего зарубежья. В составе научных делегаций и самостоятельно он выезжал в ряд стран Европы, а также на Кубу и в КНДР, принял участие в экспедиции «Колумб-92». Он неоднократно участвовал в конференциях и симпозиумах ООН по различным вопросам.

Ощутимый вклад внес В. И. в популяризацию достижений отечественной науки. Ему принадлежит, в частности, брошюра «Проблемы рационального использования и охраны растительного мира Белоруссии» (1978), с его участием подготовлено издание «Памятники природы Белоруссии» (1970), им написан ряд статей для нескольких энциклопедических справочников. В. И. Парфенов редактировал многие научные труды и статьи.

В. И. опубликовал более 320 научных и научно-популярных работ, в том числе 35 монографий или отдельных изданий.

С первых лет пребывания в Академии наук Белоруссии и по настоящее время В. И. Парфенов много сил и энергии отдает общественной работе. При этом немалую роль играет и его особое человеческое обаяние. Активная жизненная позиция В. И. органически сочетается с постоянными поисками оптимальных вариантов решения всех возникающих вопросов. Он возглавлял Совет молодых ученых АН БССР, затем руководил Научным советом по проблемам Полесья, был членом редакционного совета «Ботанического журнала». В настоящее время круг его общественных обязанностей также достаточно широк — он является председателем Специализированного совета по защите кандидатских диссертаций при ИЭБ АН Белоруссии, председателем Научного совета по проблемам биосферы АНБ, зам. академика-секретаря Отделения биологических наук АНБ, зам. председателя Белорусского национального комитета международной программы «МАБ», недавно как признанный лидер ботаников республики переизбран Президентом Белорусского ботанического общества, является членом многих ученых советов и коллегий различных государственных учреждений.

Заслуги В. И. Парфенова в развитии биологической науки были отмечены памятной медалью XII Международного ботанического конгресса. За участие в разработке научных основ создания некоторых новых для республики категорий ботанических заказников и системы особо охраняемых природных территорий Белоруссии, а также за вклад в расширение их сети он был награжден серебряной и двумя бронзовыми медалями ВДНХ СССР.

Деятельность В. И. по развитию ботанической науки достойно оценена руководством республики: он награжден орденом «Дружбы народов», медалью «За доблестный труд», а также Грамотой и двумя Почетными грамотами Верховного

Совета Белоруссии. В 1980 г. В. И. был избран членом-корреспондентом АН БССР, в 1986 г. — действительным членом АН БССР, а в 1988 г. ему присвоено звание профессора.

Юбилей — это не только день подведения итогов минувших лет, но и новый старт в будущее. Коллеги сердечно поздравляют Виктора Ивановича и желают ему крепкого здоровья, сохранения на долгие годы присущих ему сил и энергии, оптимизма и дальнейших творческих успехов на благо развития ботанической науки.

Б. И. Якушев, Г. Ф. Рыковский, Г. В. Вынаев

Институт экспериментальной ботаники
им. В. Ф. Купревича
АН Республики Беларусь
Минск

Получено 9 VI 1994

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019. 941 : 002.01 : 581.5
© 1995

Experimental Investigation of Alpine Plant Communities in the Northwestern Caucasus / Ed. by V. G. Onipchenko, M. S. Blinnikov. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel. Bd 115. Zürich, 1994. 118 S. (Экспериментальное исследование альпийских растительных сообществ Северо-Западного Кавказа / Под ред. В. Г. Онипченко, М. С. Блинникова. Труды Геоботанического института им. Рюбеля. Т. 115. Цюрих, 1994. 118 с.)

T. A. RABOTNOV. (*A REVIEW*). EXPERIMENTAL INVESTIGATION OF ALPINE PLANT COMMUNITIES IN THE NORTH-WESTERN CAUCASUS. 1994

Сотрудник кафедры геоботаники Московского государственного университета В. Г. Онипченко организовал в 1979 г. стационар на безлесной части горы Малая Хатипара в Тебердинском государственном заповеднике (абс. высота 2650—2900 м) для выполнения студенческих курсовых и дипломных работ. Исследования проводились в 4 растительных сообществах, составляющих градиентный ряд по мощности снегового покрова: 1) бесснежные лишайниковые (*Cetraria islandica*) пустоши на крутых склонах, где снег сдувается ветром; 2) сообщества с преобладанием *Festuca varia*; 3) сообщества с доминированием *Geranium gymnocaulon* и *Hedysarum caucasicum*; 4) сообщества с преобладанием *Sibbaldia procumbens* и *Taraxacum stevenii* в понижениях с мощным накоплением снега, стаивающего только летом, соответственно с сокращением длительности вегетационного сезона. Таким образом, изучение проводилось в фитоценозах, свойственных субальпийскому и альпийскому поясам Северо-Западного Кавказа. В исследованиях помимо ботаников принимали участие почвоведы, почвенные микробиологи, зоологи. Тематика исследований включала в себя изучение различных сторон организации и динамики растительных сообществ с широким использованием экспериментов.

Стажируясь в 1992 г. в Геоботаническом институте им. Рюбеля в Цюрихе, В. Г. Онипченко доложил о результатах исследований, проведенных на организованном им стационаре. Директор института профессор Элиас Ландольт предложил опубликовать результаты исследований в Теберде в трудах Рюбельского института и организовал публикацию. Так возник рецензируемый сборник.

В книгу включены вводная глава, содержащая описание объектов исследований, и 7 статей с изложением результатов исследований растительных сообществ стационара для выяснения: 1) содержания фитолитов в почвах; 2) результатов взаимных транслокаций дернины из одного сообщества в другое; 3) пространственного распределения видов растений в пределах сообществ; 4) содержания жизнеспособных семян в почвах; 5) влияния на растения роющей деятельности полевки, кабана и медведя; 6) влияния затенения; 7) влияния удаления лишайников и внесения удобрений на сообщество лишайниковой пустоши. Все статьи представляют большой интерес. В частности, в статье о содержании жизнеспособных семян в почвах приведены данные, значительно дополняющие наши знания по этому вопросу для высокогорных условий, а в статье о влиянии на растительность деятельности землероев установлены различия о воздействии полевки и крупных млекопитающих (кабана и медведя). Нами рассматривается содержание лишь 3 статей.

Большой интерес представляют результаты исследований М. С. Блинникова о содержании фитолитов в почвах изучаемых сообществ. Это по существу первая в нашей стране попытка изучить этот вопрос более обстоятельно. М. С. Блинников высказывает в принципе правильную мысль о том, что пыльцевой метод, давая представление об истории растительности обширных территорий, не может дать представления об отдельных фитоценозах, а анализ содержания фитолитов в почве такое представление может дать. Однако при современном состоянии пыльцевого метода это положение недостаточно верно.

Источником фитолитов в почве являются надземные органы растений — окремневшие листья злаков и злаковидных растений и некоторые типы опушения. Присутствие фитолитов в глубоких горизонтах почвы может быть обусловлено: 1) постепенным перекрытием их почвенными частицами, приносимыми водой (седиментация) или ветром, или накоплением на поверхности оторфованных надземных органов растений; 2) погребением в результате деятельности землероев; 3) вмыванием в глубь почвы. В условиях стационара перекрытие фитолитов могло происходить только в результате отложения атмосферной пыли. В метеорологии есть термин «гидрометеоры» — вода в разных ее формах, поступающая из атмосферы. Аналогично можно говорить о «биометеорах» (пыльце и диаспорах организмов, включая споры), а также об «эдафометеорах» — пыли. В условиях стационара, занимающего «островное» положение среди лесных массивов, пыль могла быть принесена в основном из отдаленных равнинных регионов. Это обстоятельство, а также значительная абсолютная высота территории стационара (свыше 2500 м) определяют то, что сюда могли поступать мельчайшие частицы, легко смываемые с почвы и вмываемые в нее. И потому погребения фитолитов отложениями пыли не могло происходить.

Погребение фитолитов происходит в результате роющей деятельности полевки; оно особенно выражено в сообществе с преобладанием копеечника и герани. Здесь обнаружено наиболее глубокое проникновение фитолитов в почву. Возможно, однако, что это связано не только и даже не столько с деятельностью полевки, а с тем, что с отмиранием мощно развитых корней копеечника и герани образуются полости, по которым происходит вмывание фитолитов. Не ясно значение в погребении фитолитов деятельности дождевых червей и других крупных почвенных беспозвоночных. Было бы интересно определить содержание фитолитов в копролитах дождевых червей и в содержимом их пищеварительного тракта.

Несомненно, что перемещение фитолитов в почве сверху вниз происходит в основном в результате вмывания, если учесть большое количество атмосферных осадков (1400 мм). Оно также связано с длительностью периода вмывания: чем значительнее этот период, тем глубже фитолиты могут быть вмыты. Учитывая различия скорости вмывания фитолитов различных видов растений, располагающихся на одной и той же поверхности, можно предположить, что проникновение их глубже не означает одновременности их образования. Неизвестна длительность существования фитолитов. Несмотря на химическую стойкость кремнеземов в почве, происходят их растворение в органических кислотах, образующихся при разложении отмерших органов растений, и в связи с этим — изменения формы и размеров фитолитов вплоть до полного «рассасывания». Не ясно, могут ли фитолиты существовать в течение 2000—3000 лет, как предполагает М. С. Блинников.

При изучении содержания семян в почве было установлено, что наиболее глубоко в почву проникают семена округлой формы с гладкой поверхностью. Это положение применимо и к проникновению в почву фитолитов. Все они, как правило, имеют гладкую поверхность, но фитолиты отдельных видов растений различаются по форме и размерам и, следовательно, по способности проникать в почву. Таким образом, различная глубина проникновения фитолитов отдельных видов растений не означает смены участия этих видов в составе сообществ. Кстати, отмечено, что разветвленные (branched) фитолиты белоуса проникают в почву на относительно меньшую глубину.

М.С. Блинников придает большое значение в распространении белоуса на изучаемом участке выпасу в прошлом овец. Но мало вероятно, чтобы в прошлом выпас происходил на безлесной части Малой Хатипары площадью 200 га в окружении крупных лесных массивов, когда на небольшом расстоянии имелись крупные массивы высокогорных лугов. Выпас овец, по наблюдениям в горных условиях, способствует распространению белоуса. Однако, по наблюдениям на материковых лугах лесной зоны европейской части нашей страны, белоус распространен и вне выпаса овец: он преобладает на более выщелоченных кислых почвах.

Использование метода фитолитов не пригодно для выяснения истории фитоценозов, образованных в основном видами, не продуцирующими фитолиты, например в условиях стационара копеечником и геранью. Оно пригодно лишь для выяснения истории существования в сообществах отдельных видов. Однако и для этого современное состояние метода фитолитов неудовлетворительно.

Из результатов исследований М. С. Блинникова можно заключить, что при современном состоянии метод фитолитов не может дать сколь-либо существенных данных о прошлом изучаемых сообществ.

В целом работа М. С. Блинникова заслуживает высокой оценки. В дальнейшем перспективны: 1) определение ежегодной продукции фитолитов отдельными видами растений и суммарно в различных фитоценозах, что вполне осуществимо, и сопоставление этих данных с содержанием фитолитов в отдельных горизонтах почвы; 2) эксперименты с проникновением маркированных фитолитов в почву.

Работа М. С. Блинникова знаменует важный этап в изучении фитолитов в нашей стране. Она, несомненно, окажет положительное влияние на последующие исследования.

В статье А. В. Сеннова и В. Г. Онипченко сведены результаты 5-летних опытов с взаимной транслокацией участков дернины из одного сообщества в другое. Столь длительных опытов с транслокацией дернин никто не производил. При транслокации дернин (мощностью 15—25 см), в которых размещалась основная масса подземных органов растений, почвенные условия произрастания растений (воздушный и пищевой режимы, реакция почвы) оставались неизменными или почти неизменными, но существенно изменялся гидротермический режим произрастания, обусловленный воздействием атмосферных факторов. В соответствии с этим изменялись существовавшие в сообществах конкурентные взаимоотношения между отдельными видами растений, происходили изменения количественных соотношений видов. При транслокации дернин в менее суровые гидротермические условия интенсивность конкуренции возрастала (эффект Сукачева по Харперу). Выявлялись свойственные видам виолентность, патиентность, эксплерентность (этот вопрос в статье не проанализирован).

Установлено, что некоторые виды заняли в пределах экспериментального участка места с наиболее благоприятными для них условиями произрастания. Их ауто- и синэкологические (потенциальные, фактические) оптимумы совпадают. У других видов наблюдается несовпадение их экологических оптимумов. Собран значительный дополнительный материал по экологическим свойствам многих видов растений. Интересным представляется установленный при транслокации дернин факт «появления» новых видов и «исчезновения» входящих в состав сообщества видов. Наиболее вероятно, что это связано с переходом особей из покоящегося состояния в активное, и наоборот, с переходом из активного состояния в покоящееся.

Интересно поведение полупаразита *Euphrasia ossica*. Очанка входит в состав сообщества лишайниковой пустоши, но исчезает при транслокации дернины из этой пустоши в менее суровые гидротермические условия произрастания. Наоборот, она появляется при транслокации дернины из менее суровых условий в сообщество лишайниковой пустоши, где интенсивность конкуренции снижена. Аналогично в одном случае проявил себя полупаразит *Pedicularis chroorrhyncha*.

В статье В. Г. Онипченко излагаются результаты экспериментальных исследований, производимых с 1981 г. в сообществе альпийской лишайниковой пустоши. В опыте с удалением из сообщества *Cetraria islandica* установлено, что в течение 12-летнего периода в составе и количественном соотношении видов сосудистых растений произошли лишь незначительные изменения. Удаление лишайников не оказало существенного влияния на злаки (*Festuca ovina*, *Helictotrichon versicolor*) и осоки (*Carex sempervirens*). Оно положительно сказалось лишь на некоторых присутствующих в сообществе видах.

Удаление лишайникового покрова не сказалось существенно на сосудистых компонентах. Их проективное покрытие осталось неизменным, не изменился флористический состав. Все же некоторые изменения в их составе и в количественном участии отдельных видов происходили. Появлялись (не ежегодно) новые виды — весенний эфемероид *Fritillaria lutea* и однолетние горечавки. Произошло резкое увеличение участия брусники и очанки. Таким образом, лишайниковый покров все же оказывал воздействие на сосудистые растения, в том числе влиял на прорастание и приживание всходов однолетних растений. Резкое увеличение участия брусники, возможно, обусловлено устранением отрицательного воздействия лишайников на гриб, образующий микоризу у брусники.

Лишь через 11 лет после удаления покрова из *Cetraria islandica* началось заселение освободившейся поверхности видами *Cladonia*, в то время как в лесной зоне после уничтожения покрова из кустистых лишайников заселение видами *Cladonia*, а также *Polytrichum* (*P. piliferum* и *P. juniperinum*) начинается очень быстро.

В опытах с внесением удобрений воздействие на растительный покров оказали лишь азотные удобрения (NP, NPK). Они благоприятно повлияли на злаки (*Festuca ovina*, *Helictotrichon versicololr*) и осоки (*Carex sempervirens*, *C. umbrosa*), а также на *Trifolium polyphyllum*, на который не оказали воздействия калийфосфатные удобрения. В условиях альпийской лишайниковой пустоши на его корнях клубеньки, образованные клубеньковой бактерией, отсутствуют или слабо развиты. К сожалению, опыты с внесением удобрений проведены на стационаре только в сообществе альпийской пустоши. Было бы очень интересно провести их во всех сообществах изучаемого градиентного ряда, учитывая опыт долголетнего внесения удобрений на лугу Ротамстедской опытной станции (Англия). Наиболее целесообразно включить в схему опытов с удобрениями варианты с фосфатом, PK, NPK (NPK в форме нитратов и азот в форме сернокислого аммония, что обусловливает значительное подкисление почвы).

В сообществе альпийской пустоши проводились также опыты с изоляцией воздействия корней растений.

Следует отметить еще один аспект результатов проведенных исследований. Они опубликованы в трудах Геоботанического института им. Рюбеля, обменивающегося изданиями с большим числом исследовательских учреждений многих стран. Следовательно, результаты исследований на стационаре на горе Малая Хатипара станут известными многим зарубежным ученым. Это очень важно для утверждения авторитета исследований, проведенных в нашей стране, которые, к сожалению, мало известны за рубежом. Опубликование результатов исследований, проведенных под руководством В. Г. Онипченко, — это «прорубание окна» в зарубежную фитоценологию.

Т. А. Работнов

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова

Получено 8 XI 1994

УДК 019.941 : 002.01 : 581.526.3 © Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 4

Макрофиты — индикаторы изменений природной среды. Киев: Наукова думка, 1993. 434 с.

A. I. KUZMICHEV. (*A REVIEW*). MACROPHYTES AS INDICATORS OF ENVIRONMENTAL CHANGES. 1993

В последние полтора-два десятилетия интенсивно изучаются сосудистые водные и прибрежно-водные растения, нередко называемые макрофитами или гидрофитами. Однако анализ работ по данной группе растений, помещенных в недавно вышедший «Библиографический указатель...» (Кузьмичев и др., 1992), показывает, что увеличение числа публикаций не сопровождается качественным изменением наших знаний: специалисты, за редкими исключениями, почти не пытаются обобщить и осмыслить обширный фактический материал.

Эту лакуну заполняет справочник «Макрофиты — индикаторы изменений природной среды», выпущенный в 1993 г. киевским издательством «Наукова думка». Как сказано в аннотации, книга подготовлена на основе кооперации украинских, чешских и словацких ботаников и является первой в мировой литературе сводкой по проблеме индикаторных особенностей водных и прибрежно-водных растений. Содержание книги шире, чем указано в ее названии. В подготовке издания участвовали 8 человек. Основной труд по сбору информации, анализу и обобщению материала был выполнен Д. В. Дубыной (Украина) и S. Hejny (Чехия). Первый известен как автор многочисленных работ по флоре и растительности водных экосистем Украины, второй — как крупный теоретик в области изучения водных и прибрежно-водных растений. Этими и близкими вопросами плодотворно занимаются и другие авторы — З. Гроудова, Ш. Гусак, Г. Отягелова, О. Эржабекова. Вопросы охраны природы рассматриваются К. М. Сытником, С. М. Стойко, Ю. Р. Шеляг-Сосонко и др.

Рецензируемую книгу объемом 434 с. можно условно разделить на две неравные части — общую и специальную. В общей части излагаются представления авторов, во многом отличающиеся от сложившихся традиционных, об экологической природе самих водных растений. Суть последних состоит в переходящих из одной работы в другую утверждениях о постоянстве водной среды как ведущего экологического фактора существования гидрофитов. Однако авторы рецензируемой монографии аргументированно показывают высокий динамизм водных масс, на чем и построена очень оригинальная и претендующая на объективность исходных критериев система жизненных форм водных растений. Архетип цветковых, как это видно из многочисленных гипотез происхождения покрытосеменных, скорее ксерофильной или мезоксерофильной природы. Это обстоятельство ставит исследователей в трудное положение при разработке системы жизненных форм, выход из которой, как нам представляется, дает предлагаемая схема S. Hejny.

Дается подробнейшая ландшафтно-ценотическая характеристика растительности водоемов Украины, Чехии и Словакии. Замечаний к этому разделу нет, но на некоторые размышления он наводит. Дело в том, что методология изучения водных и прибрежно-водных растений как компонента растительного покрова в значительной мере устарела и в большинстве случаев ограничивается скромным набором традиционных подходов и методик. В данном случае авторы рецензируемой книги были очень близки к тому, чтобы рассмотренную экотопологическую структуру гидрофитной растительности представить как систему близких парциальных флор. Развитие этой идеи, несомненно, внесло бы элемент новизны в данную работу.

Приводится природоохранная (созологическая) оценка гидрофильной флоры. В Чехии под угрозой исчезновения находятся 85 видов, в Словакии — 99, на Украине — 47. При ограниченности таксономического состава гидрофильной флоры (даже в широком объеме, с включением в нее части гигрофитов) приведенные цифры настораживают. Отметим, что сходные данные (независимо от результатов авторов рецензируемой книги) получены для бывшего СССР, в границах которого отмечено 144 вида редких, исчезающих и требующих охраны видов водных и прибрежно-водных растений (Краснова, Кузьмичев, 1992). При специальном изучении оказалось, что антропогенные изменения гидрофильной флоры более значительны, чем можно было предположить. Еще более удручающая картина обнаруживается при рассмотрении на популяционном уровне локальных гидрофильных флор. По-видимому, только в немногих водоемах Крайнего Севера и Дальнего Востока гидрофиты действительно представлены местными популяциями. В водоемах, в той или иной мере затронутых хозяйственной деятельностью, флора агрегативная. Местные популяции здесь в разной степени «разбавлены» аллохтонными. Наконец, в многочисленных искусственных водоемах (водохранилищах, каналах и т. д.) гидрофильная флора с точки зрения популяционной структуры вторичная. Гидрофильная флора по сравнению с другими эколого-ценотическими комплексами в большей степени находится под прессом антропогенных воздействий. Реальность обеднения ее генофонда и синантропизации на порядок выше, чем для флоры наземных территорий.

В основной части рецензируемой книги дана характеристика видов в следующем порядке: морфология, ареал, биология, экология, фитоценология, индикаторные особенности, химический состав, хозяйственное и ландшафтное значение, состояние охраны. Каждый вид, а их в книге приведено 153, описывается отдельно, при этом в конце очерка дается список использованной литературы. Некоторые описания видов сопровождаются рисунками и картами ареалов. Таким образом, эта часть книги фактически является современной энциклопедической сводкой о водных растениях, в которой кратко рассмотрены многие стороны их жизни с акцентом на эколого-ценотических и природоохранных (созологических) аспектах. Это значительно расширяет круг ее потенциальных читателей. В отношении содержания эта часть книги продолжает направление в изучении водных растений, заложенное в начале нашего столетия трудами замечательной английской исследовательницы A. Arber (1920).

Несколько комментариев и критических замечаний. Прежде всего это касается объема принятой в книге водной флоры. Следуя традиции, авторы принимают ее в широком смысле с включением в ее состав типичных представителей постоянно или периодически влажных местообитаний, т. е. гигрофитов. Непонятно тогда, почему в список не включен вид *Utrica kioviensis* Rogovitsch, указанный для водоемов Средней Европы (Casper, Krausch, 1981). Возможно, у авторов рецензируемой книги не было достаточных данных по этому виду. Следующий вопрос имеет отношение к концепции вида, принятой авторами. Общеизвестны, например, расхождения в объеме видов у таких родов, как *Trapa* L., *Typha* L., *Batrachium* (DC.) S. F. Gray. Позиция авторов, касающаяся систематики этих родов, сформулирована нечетко. Например, имеется только один очерк, в котором все многообразие форм водяного ореха сводится к *Trapa natans* L. s. l. Но, по-видимому, интуитивно чувствуя, что нельзя так просто поступать с многочисленными систематическими обработками этого рода, авторы на с. 359 пишут следующее: «Вид отличается значительной изменчивостью... Поэтому в зависимости от отличий всего растения, формы листьев, и особенно формы и строения плодов, различают несколько таксонов в ранге вида, а также большое количество подвидов, разновидностей и форм... Для флоры Восточной Европы, Сибири, Средней Азии и Дальнего Востока приведено 25 видов, Украины — 9, Чехо-Словакии — 6». Представляется, что авторам в отношении статуса видов следовало бы проявить бóльшую самостоятельность.

Частные замечания касаются деталей характеристик видов. Например, указывается, что *Isoëtes lacustris* L. является индикатором свободных от другой растительности пресноводных участков водоемов с нарушенным песчаным дном (с. 190). Авторы при этом не принимают во внимание указаний многочисленных исследователей о том, что данный вид развивается прежде всего в олигомезотрофных водоемах и является, таким образом, показателем слабой трофности последних. По крайней мере, так ведет себя этот вид на западе Украинского Полесья. При характеристике ареалов заносных видов стоило бы, на наш взгляд, дифференцировать естественные и адвентивные области их распространения, иначе у определенной части читателей может сложиться неправильное представление о хорологической структуре гидрофильной флоры. Вряд ли стоило для адвентивных видов вводить рубрику о состоянии охраны, вполне уместную для естественной флоры.

Рецензируемая книга производит благоприятное впечатление по содержанию и своей направленности. К достоинствам следует отнести и язык, лаконичный, с использованием современной терминологии и понятийного аппарата. Своевременность выхода монографии и ее ценность несомненны. В ней не только обобщены все данные по экологии и биологии водных растений, но и запрограммированы темы будущих исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Краснова А. Н., Кузьмичев А. И. Редкие, исчезающие и требующие внимания виды гидрофильной флоры бывшей территории СССР и современное состояние их охраны. Деп. в НПЭЦ «Верас-Эко». Минск, 1992. 81 с.

Кузьмичев А. И., Краснова А. Н., Карасева В. М. Высшие водные и прибрежно-водные растения СССР // Библиографический указатель отечественной литературы (1853—1989 гг.). М., 1992. 207 с.

Arber A. Water plants. A study of aquatic Angiosperms. Cambridge, 1920. 436 p.

Casper S. J., Krausch H. D. Süswasserflora von Mitteleuropa. Bd 2. Jena, 1981. S. 405—943.

А. И. Кузьмичев

Институт биологии
внутренних вод РАН
Пос. Борок, Ярославская обл.

Получено 6 IV 1994

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1995. VOL. 80. N 4)

Page

Chupov V. S. Compensatory restitution of characters into primitive state 1

Georgievsky A. B. Cyclic dynamics of vegetation in the gaps of bilberry-spruce forests in the southern taiga 8

Smagin V. A. Mires of the southern part of the Kostroma region (basin of the River Unzha lower reaches) 20

Rebristaya O. V., Khitun O. V., Chernyadjeva I. V., Leibman M. O. Dynamics of vegetation on the cryogenic landslips in the central part of the Yamal peninsula 31

Akatov V. V. Analysis of the degree of phytocoenoses floristic unsaturation as testing method of island effect 49

COMMUNICATIONS 65

Vinogradova K. L. *Saundersella simplex* (*Chordariales*, *Phaeophyta*) in the Arctic Ocean 65

Doronkin V. M. The family *Cucurbitaceae* in Siberia 68

Markovskaya E. F., Bezdenezhnykh V. A., Kharkina T. G. Application of plastochron index for the growth description in the members of the *Cucurbitaceae* 71

Strom A. V. Classification of the *Carex acuta* and *Deschampsia cespitosa* meadows in the North-West of European part of Russia 77

Chastukhina S. A. Vegetation of Shelikan Island (Amakhtonsky Bay of Sea of Okhotsk) and its changes as impacted by the sea-gull 84

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 90

Mandenova I. P. Synopsis of the species of the genus *Tetrataenium* (*Apiaceae*) 90

Arevshatian I. G. Revision of the *Astragalus* (*Fabaceae*) of the Armenia. The sections *Chlorosphaerus* and *Hololeuce* 96

FLORISTIC FINDINGS 102

Otnyukova T. N. *Cladonia stygia* (*Cladoniaceae*, *Lichenes*) in Siberia 102

CHROMOSOME NUMBERS 107

Krasnikov A. A., Korolyuk E. A. Chromosome numbers in some members of the family *Asteraceae* from Siberian flora 107

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 108

Danilova M. F., Kashina T. K. Boris Sergeevich Moshkov (to the 90-th anniversary from his birthday) 108

Moshkov B. S. My scientific interests were formed under the influence of N. I. Vavilov 111

Yakushev B. I., Rykovsky G. F., Vynayev G. V. Member of the Academy of Sciences of Byelorussia Victor Ivanovich Parfenov (to the 60-th anniversary from his birthday) 116

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 122

Rabotnov T. A. (*A review*). Experimental investigation of alpine plant communities in the North-Western Caucasus. 1994 122

Kuzmichev A. I. (*A review*). Macrophytes as indicators of environmental changes. 1993 126

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1995. Т. 80. № 4)

Стр.

Чупов В. С. Компенсирующий возврат признаков в примитивное состояние 1
Георгиевский А. Б. Динамика растительности окон в ельниках-черничниках южной тайги 8
Смагин В. А. Болота юга Костромской области (бассейн низовьев реки Унжи) 20
Ребристая О. В., Хитун О. В., Чернядьева И. В., Лейбман М. О. Динамика растительности на криогенных оползнях в центральной части полуострова Ямал 31
Акатов В. В. Анализ степени флористической неполночленности фитоценозов как способ тестирования островного эффекта 49

СООБЩЕНИЯ 65

Виноградова К. Л. *Saundersella simplex* (*Chordariales*, *Phaeophyta*) в Северном Ледовитом океане 65
Доронькин В. М. Семейство *Cucurbitaceae* в Сибири 68
Марковская Е. Ф., Безденежных В. А., Харькина Т. Г. Использование пластохронного индекса для описания роста представителей семейства *Cucurbitaceae* 71
Стром А. В. Классификация остроосоковых и дернистощучковых лугов Северо-Запада европейской части России 77
Частухина С. А. Растительность острова Шеликан (Амахтонский залив Охотского моря) и ее изменения под воздействием тихоокеанской чайки 84

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 90

Манденова И. П. Обзор видов рода *Tetrataenium* (*Apiaceae*) 90
Аревшатян И. Г. Ревизия *Astragalus* (*Fabaceae*) Армении. Секции *Chlorosphaerus* и *Hololeuce* 96

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 102

Отнюкова Т. Н. *Cladina stygia* (*Cladoniaceae*, *Lichenes*) в Сибири 102

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 107

Красников А. А., Королюк Е. А. Числа хромосом некоторых представителей семейства *Asteraceae* флоры Сибири 107

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 108

Данилова М. Ф., Кашина Т. К. Борис Сергеевич Мошков (к 90-летию со дня рождения) . . 108
Мошков Б. С. Мои научные интересы сформировались под влиянием Н. И. Вавилова 111
Якушев Б. И., Рыковский Г. Ф., Вынаев Г. В. Академик АН Республики Беларусь Виктор Иванович Парфенов (к 60-летию со дня рождения) 116

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 122

Работнов Т. А. (*Рецензия*). Экспериментальное исследование альпийских растительных сообществ Северо-Западного Кавказа / Под ред. В. Г. Онипченко, М. С. Блинникова. 1994 122
Кузьмичев А. И. (*Рецензия*). Макрофиты — индикаторы изменений природной среды. 1993 126

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1995. Т. 80. № 4. 1—128.